



TITLE:

ギフチョウの蛹期間を制御する環境要因に関する研究(
Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

石井, 実

CITATION:

石井, 実. ギフチョウの蛹期間を制御する環境要因に関する研究. 京都大学, 1983, 理学博士

ISSUE DATE:

1983-05-23

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.k2956>

RIGHT:

新制
理
438
京大附図

石井 実

学 位 審 査 報 告

氏 名	石 井 実
学 位 の 種 類	理 学 博 士
学 位 記 番 号	理 博 第 号
学 位 授 与 の 日 付	昭 和 年 月 日
学 位 授 与 の 要 件	学 位 規 則 第 5 条 第 1 項 該 当
研 究 科 ・ 専 攻	理 学 研 究 科 動 物 学 専 攻
(学 位 論 文 題 目) ギフチョウの蛹期間を制御する環境要因に関する研究	
論 文 調 査 委 員	主 査 日 高 敏 隆 川那部 浩 哉 加 藤 幹 太

(論文内容の要旨)

「春の女神」ギフチョウ *Luehdorfia japonica* は、1 化性のアゲハチョウで、早春に成虫が現われ、その卵からかえった幼虫は 6 月には蛹となり、1 年の大部分を蛹として過ごして翌年春、成虫となる。本論文は、この長い蛹期間がどのように維持、調節されているかを明らかにしたものである。

本種の蛹は暗色の固いクチクラをもっているため、蛹体内で進行する成虫分化の様子を外から知ることはむずかしい。そこで、蛹を種々の条件下において一定期間の後に解剖を行い、成虫分化の進行度をチェックした。

その結果、次のようなことが明らかになった。

1) 本種は、長い蛹期の間に 2 種類の休眠をする。 2) 最初の休眠は、夏休眠 (summer diapause) の性質をもち、中温 (14~25℃) と短日 (14~15 時間以下) の両条件が満たされた時に速かに消去される。 3) 成虫分化は、5~30℃という広い温度範囲で進行することが確認されたが、温度が高いほどその速度は大きい。 4) しかし、成虫分化に好適な条件下に蛹をおき続けても羽化はまれにしか起こらない。それは、5) 最初の休眠の消去後、蛹が 2 度目の休眠 (冬休眠=winter diapause) に入るからである。この休眠は、低温処理によって消去され、それに続く好適な温度下で速かに羽化が起こる。 6) 2 度目の休眠の消去、成虫の羽化には日長は関与しない。

このように、本種は夏休眠、冬休眠という 2 種類の蛹休眠を行うことによって長い蛹期をコントロールしている。更に興味深いのは、本種は春早く蛹化が起こる場合にそなえて、幼虫期の日長により、蛹の生理的性質を変化させる戦略も用いていることである。すなわち、短日下で蛹化した個体では、蛹の夏休眠消去の臨界日長が短くなる。つまり、1 化性昆虫でありながら、幼虫、蛹ともに顕著な光周性を示し、それによってその 1 年 1 化の生活環を外界の諸条件と対応させながら見事に維持しているのである。

これらの結果から、これまで納得のゆく説明が与えられていなかったギフ
チョウの特異な生活史のメカニズムが、ほぼ完全に明らかにされた。

ギフキョウの蛹期間を制御する環境

要因に関する研究

石井 奥

目次

序	一ギフ千ヨウの生活史	iii
第1章	これまでの研究とその問題点	1
第2章	成虫分化の開始および進行に 影響を及ぼす環境要因	11
第1節	成虫分化開始時期に及ぼす 日長の影響	12
第2節	蛹の光周反応	16
第3節	成虫分化を開始させるのに 必要とする短日処理日数	26
第4節	種々の温度 日長条件下に おける成虫分化の進行	30
第5節	自然条件下における成虫分 化の進行	41
第6節	考察—本種の蛹休眠の性質—	44
第3章	幼虫期の日長による蛹休眠の コントロール	51
第1節	京都伯体群の蛹の光周反応 と幼虫期の日長	52

才 2 節 考察一幼虫の示す「光周性」

の適応的意義一 --- 56

才 4 章 蛹期における 2 度目の休眠 --- 61

才 1 節 羽化を引き起こす環境要因 --- 63

才 2 節 低温処理の効果 --- 67

才 3 節 考察一蛹期における 2 度目

の休眠とその性質一 --- 72

才 5 章 総合討論 --- 78

2 種類の休眠による蛹期の

調節 --- 78

1 化性の生活環と光周性 --- 83

引用文献 --- 87

序 — ギフキョウの生活史 —

ギフキョウ *Luehdorfia japonica* は、日本（本州）特産の1回性のアゲハである（図1）。

5 成虫は一般に春の蝶で、出現時期はだいたいソメイヨシノの開花期と一致するといふ。京都地方では、成虫は4月上旬に現れる。成虫はカタクリやスミレ類などの草本の他、ツツジやサクラ類などの木本の花々にも蜜源を求め¹⁰る。

幼虫の食草は、落葉樹林の林床に生えるウスズクサ科のカンアオイ類である。交尾を終らせた雌蝶は、展開しかけた新葉の葉裏に数個ずつまとめて産卵する。卵期はおよそ2週間¹⁵で、それらから孵化した幼虫は3〜4令までは食草の葉裏に集団を形成してゐる。4令〜5令になると、摂食量も増え、幼虫は食草の株を食いつくしては移動を行うので次第に分散する。

1ヶ月半前後の幼虫期が終わり¹⁵に近づくと、

老熟幼虫は食草を離れて蛹化する。本種の蛹化場_所は、笹の根元近くや石の下、あるいは地面の割れ目などであるという。蛹化時期は京都付近では5月下旬から6月上旬と推定される。

ギフキョウはこの後、夏、秋、冬と翌春成虫が羽化するまでの約10ヶ月間を蛹のままで過ごす。本種の蛹は暗色の固い殻をもっており、羽化前にはそれかうすくなるほかは、この間外見的には何の変化も見い出すことができない。しかし、野外においては、本種の成虫は毎春、ほぼ決まった時期に現れる。暗色の蛹殻内で進行する成虫分化は、何らかの環境要因によって正確に制御されているにちがいない。

第1章 これまでの研究とその問題点

セクロピアサン Hyalophora cecropia は、成虫が初夏に現れるほかはギフチョウとよく似た生活環をもつ1代性のヤママユカである。

Williams (1946) は、この蛾の蛹休眠が一定期間の低温処理によって消滅されることを明らかにした。彼はこのメカニズムについて、低温が休眠状態にあった脳を活性化し、脳下垂体ホルモンを分泌させるからだと考えた。市川ら (Ichikawa et al., 1955; 1956) は、ギフチョウの蛹休眠をセクロピアサンのそれと似たものであると考えた。まず、彼らはギフチョウの蛹にその終令幼虫の脳を移植すると成虫分化を開始させることから、ギフチョウにおいても蛹休眠は脳の活性低下によって引き起こされていることを示した。次に、彼らはギフチョウの蛹をさまざまな期間、数種の温度による低温処理を行い、その後、約22°Cの恒温条件に移動するという実験を試みた。彼らは成虫分化の

程度を知るために蛹を解剖し、ステージの決定を行った(表1参照)。また、彼らは脳の移植実験なども行い、それらの結果から、ギフキヨウの蛹もセウロピアサンの蛹と同様に低温処理によって脳が活性化され、その休眠が消失されるという結論を導き出した。

しかし、日高ら(Hidaka et al. 1971)は自然条件下に置いた本種の蛹の内部では冬に訪れる前に成虫の体が完成しているという観察から、市川らの結論に疑問をもった。そこで彼らは、本種の蛹をさまざまな温度条件下(全暗)に置き、定期的な解剖を行うことで成虫分化を開始させる温度条件を調べた。その結果、彼らは本種の蛹が成虫分化を開始するのは、 $15 \sim 23^{\circ}\text{C}$ という「中温域」の温度条件下のみであることを明らかにした。これに対して、高温($28 \sim 30^{\circ}\text{C}$)下や低温(5°C)下では成虫分化は始まらなかった。彼らの実験により市川ら(Ichikawa et al. 1956)が休眠消失要因として重視した低温は、本質的に本種

の成虫分化開始に關して何の役割も果たさな
いばかりか、むしろそれを抑制することか示
された。日高らは、市川らの実験で本種の蛹
が成虫分化を開始した後は、低温処理によっ
てではなく、その後の約22℃の室温のためで
あろうと推定した。

日高らはまた、本種の蛹休眠について興味
深い主張をしている。すなわち、彼らの実験
において、蛹が成虫分化の開始に好適な中温
域にあかれても、約1ヶ月間は分化の徴候を
示さないことから、本種の蛹は蛹化直後1ヶ
月間のみは本当の意味での休眠状態にあると
考えたのである。

日高(1973)によれば、野外における本種
の成虫分化の進行は次のようになる。6月に
できた蛹は1ヶ月間ほとんどに休眠している。
しかし、どのようになくみからか不明であるが、
7月に入ると蛹は休眠から覚めてくる。と
ころが、そのころから訪れる夏の暑さのため
に、成虫分化の開始は抑制される。成虫分化

が始まるのは、^{秋にたどり} 気温が「中温域」にまで下か
 ったからである。成虫形成はその後、やっく
 りではあるが着々と進行し、年の終わりに至る
 には千ヨウの体がほとんどできあがる。しか
 し、そのころは、すでに本格的な寒さが訪れ
 ようとしており、ギフ千ヨウは蛹殻の中で冬
 を越すことになる。

ちなみに、日高ら (Hidaka et al. 1971) は、
 越冬後羽化を引き起こす要因として、春の暖
 かさや湿り気をあげているが、推測の域を出
 ていない。これに対して、木村 (1975) は、近
 縁種ヒメギフ千ヨウ *L. puziloi inexpecta* を用
 いた実験から 羽化を引き起こす要因として
 冬の寒さの重要性を指摘している (第4章参
 照)。

市川ら (Ichikawa et al. 1955: 1956) の研究に
 ついての問題点には、そのまゝ日高ら (Hidaka et al.
 1971) の研究の動機と対り、その中で解消して
 いるのでこゝで論じる必要はないであろう。
 こゝでは、日高ら (Hidaka et al. 1971) の研

究の肉題点を指摘して、本研究の導入とした
い。

日高ら (Hidaka et al. 1971, 日高 1973) の
結論で重要なのは、本種の蛹が蛹化後1ヶ月
5 間はとにかく「ほんとうの意味で」休眠する
ということ、および休眠覚醒後も「中温域」
(15~23℃) の温度条件下でしか成虫分化を
開始しないということの2点であろう。では
この2つのことで、実際には本種の成虫分化開
10 始時期を定められるだろうか。前述のように
東京地方で6月に蛹化が起こった場合につい
ては、秋に成虫分化が始まり、年内に成虫の個
体でとあがることかうまく説明できた。しか
し、本種の発生期は産地によっても、気候に
15 よっても異なる。たとえば、岐阜市郊外では
毎年3月中旬に成虫が出現する(福田ら, 1982)
ので、蛹化時期は5月になるだろう。また、
たとえば東京地方であっても、年により場所
により蛹化時期にもかなりの差が生じるにちが
いない。

では、5月に蛹化した個体はどうなるだろう。という個体は、1ヶ月間休眠したとしても、まだ夏の盛りになる前の6月中旬に休眠から目覚めてしまい、中温域にある気温のためには成虫分化を開始するかも知れない（下表参照）。そうすると、成虫分化はどんどん進行し、秋が来るまでに成虫形成が完成してしまいうだろう。日高らは実験によって、中温に引き続いて高温にさらされた個体では、成虫分化の進行が速いかわりに死亡率が高いことを確かめている。自然状態では、蛹化時期が早まるとも夏の来る前に成虫分化が始まらないうにさるXカニズムが存在 東京地方の平均気温 すると考えるのが妥当だろう。日高らの1ヶ月休眠説では、早く蛹化しすぎた場合についてうまく説明することができない。

5/1 - 6/4	20.3℃
5/5 - 6/9	20.7℃
6/10 - 6/14	21.0℃
6/15 - 6/19	21.8℃
6/20 - 6/24	22.2℃
6/25 - 6/29	22.7℃
6/30 - 7/4	23.1℃

に成虫が現れる。山形県大井沢峠(850m)では、1965年7月25日に1♀の成虫採集記録がある^{*}(福田ら, 1982年)。という産地では蛹化時期も当然遅れ8月以降にたどらう。1ヶ月間「休眠」したとすれば、成虫分化の開始時期は9月以降にずれ込み、東京地方で予想されるのとあまり変わらなかつた。しかし、
 という産地では冬の訪れが早く、年内に成虫形成が完成しないかも知れない。たとえば、
 本種の分布の北限に近い山形市の9月、10月、11月の月平均気温はそれぞれ、 19.4°C 、 12.8°C 、 6.9°C であり(1983年度版理科年表)、本種の生息地より標高の低い平野部でさへ10月中旬に平均気温が「中温域($15\sim 23^{\circ}\text{C}$)」を下回ってしまふことがわかる。日高らによれば、低温は成虫分化の進行を抑制するので、山形にすぎず7月というには、1ヶ月前後しか成虫分化期間が与えられないことになる。しかし、もし1ヶ月間の「休眠」を考えないとするとも、蛹化後気温が「中温域」にたればいっでも成

虫分化を開始することかであるので、山形産の本種も8月から10月にかけての期間を有効に利用することかである。

このように、日高らの「1ヶ月の休眠」という考え方は自己矛盾を含んでいる。暖い地方では、それは蛹化後夏の高温期までの重要な「時間かせぎ」の役割を果たすので長い方がよいが、寒い地方や標高の高い産地では、かえって晩夏から秋にかけての「中温」期を減らすことにより、むしろ短い方がよい。それなら、「休眠」期間に地理的変異があって南で長く、北で短いと考えればよいのかというと、状況はもっと複雑である。というのは本種は同じ地方で産地が近くても、出現期に大まなちがいかある場合が多いからである。図2は長野県下におけるギフチョウの成虫の出現期と卵の採集日を示している(藤沢ら, 1964)。この記録に現れているだけでも、東京地方より少し遅い程度の産地から前述の山形県南の産地まで同じ長野県下には存在する

ことがわかる。これらの近接した産地のデフ
 ナョウカチカッテ長エの「休眠」期をもつと
 は考之にくい。やはり、日高らの「1ヶ月の休
 眠」という考之方は見直す必要があると思わ
 れる。

ところで、多くの昆虫で、休眠の誘起や消
 去に日長が、温度と共に重要な役割を果たす
 ことが知られている (Saunders, 1982, Beck, 1920,
 ダニフスキー, 1966, Tauber & Tauber, 1976 など)。

しかし、日高らの実験では、本種の蛹は全暗
 条件下にあかれた。前述のように、野外にあ
 ける本種の蛹化場所は地表近くの支持物上で
 あるので、蛹は十分に自然日長を感受できる
 と考えられる。日長変化は、言うまでもなく
 地域ごとに毎年一定不変で、気温変化と比べ
 るノイズのない安定した情報である。本種か
 他の昆虫と同様、その休眠のコントロールに
 日長情報を使っていたとしても何の不思議も
 ないし、むしろ、本種が長い蛹期の調節に温
 度とともに日長を利用していると考えられる。

自然のも知れたい。

そこで、本研究では、まずこのよう仮説により本種の成虫分化開始時期に及ぼす日長の影響を調べた。そして、その結果から、本種の蛹体眠の性質について論じ、さらに本種の成虫分化開始時期が野外でどのように決定されるかについて再考した。また、本種の蛹体眠に及ぼす幼虫期の日長の影響や、日高さが明らかにしたかった羽化を引き起こす要因を解明することによって、本種の長い蛹期がどのように調節されているかを考察した。

第2章 成虫分化の開始および進行に影響を 及ぼす環境要因

これまで、本種の蛹休眠の研究においては
5 日長条件が無視されてきた。市川ら (Ichikawa
et al. 1955, 1956) は論文中には日長条件を明記
してはいないし、日高ら (Hidaka et al. 1971)
は本種の蛹を全暗条件下においている。また、
木村 (1955) のヒメギフキョウを用いた実験
10 においても、蛹は全暗下で数種の温度周期に
さらされた。しかし、前述のように、本種の
蛹は野外では自然日長を感受できる場面で発
見されている。そこで、まずどうしても本種
の成虫分化開始時期に日長条件がどのような
15 影響を与えるかチェックしておく必要がある
だろう。その上で、温度、日長の両環境条件
が本種の成虫分化のコントロールにどう関わ
っているかを明らかにし、本種の蛹休眠の性
質について論じた。

第1節 成虫分化開始時期に及ぼす日長の影響

1978年、日長が本種の成虫分化開始時期の決定にどのような影響を及ぼすかを明らかにするため、本種の蛹を 20°C 16L8D (1日のうち16時間明期-8時間暗期、以下同様) あるいは 20°C 12L12D の条件下において定期的に解剖を行なった (Ishii & Hidaka, 1979) の実験には、京都市郊外、岩倉産の個体を用いられた。4月25日に採集してきて即ち実験室の3う下*にあて、それから孵化した幼虫をやはり実験室の3う下で蛹化まで飼育した。幼虫は、200 ml の透明プラスチックカップに入れて、京都での本種の食草、ミヤコアオイ Heterotropa aspera の葉をエサとして与えた。蛹化は、6月2日から6月12日に起こった (幼虫期の平均26.8日)。蛹は、蛹化した日から幼虫の飼育に用いたのと同じ200 ml の透明プラスチックカップに入れて、光周期がコント

10-1ルで至る20℃の恒温器内に移した。光周期は、15Wの白色蛍光灯をタイムスイッチで点滅させることにより得た*。これは、以下の実験においても同様である。蛹の解剖は、
 7月31日、8月16日、9月13日、10月11日、
 11月1日の5回行われ、それぞれ、各グループから2個体ずつがサンプルとして選ばれた。
 成虫令化の進行度の評価には、市川ら(Ichikawa et al. 1955)の基準(Grade)を一部改変した
 ものを用いた(表1)。

実験結果を表2に示した。()内の数字は蛹化後の日数である。初1回目の解剖(7月31日)の時、16L8Dの日長下にあかれた蛹がまだGrade 0 (蛹の体内には乳白色の fat body がつまって、成虫令化の徴候がまったく認められない stage) であつたのになして、12L12Dの日長下にあかれた"蛹"の体内には、すでに乳白色の翅をもつて成虫の体か一定成してゐた(= Grade C)。その後、16L8D日長下にあかれた蛹は、初2回目の解剖(

8月16日)の時、第3回目解剖(9月13日)の時、Grade Dの状態のままであった。16L 8D日長下の蛹で成虫分化開始が確認されたのは、蛹化後4ヶ月以上経過した第4回目解剖(10月11日)の時であった。その頃12L 12D日長下の"蛹"では、成虫分化が更に進み、小翅翅には本種の成虫の特徴である黄色と黒のダンダラ紋が明瞭になっていた(= Grade D₂)。12L 12D日長下の"蛹"は蛹化約5ヶ月後に行われた最後の解剖(11月1日)の時にはGrade E(蛹殻の下に成虫が完成した状態)に達していたが、16L 8D日長下の蛹は前回同様、Grade Aのままであった。これらの結果は、明らかに、本種が成虫分化のコントロールに温度ばかりでなく日長をも利用していることを示している。すなわち、20℃という温度は日高ら(Hadaka et al. 1971)の「中温(15~23℃)」に相当し、成虫分化の開始に好適であることが、16L 8D日長下にあかれた蛹では成虫分化の開始が著しく遅

近する。しかし、このことは日高らの結論と
矛盾しない。12L 12D と全暗が同様の効果さ
もつと考之ればよい。多くの“短日昆虫”類
において、臨界値以下の日長であれば全暗下
でも発育は進むことが知られている（ ϕ = レ

フスキー, 1966; Beck, 1980; Saunders 1982 など）

本種の蛹も、ある臨界値より長い日長下では
発育を抑制し、短い日長下では全暗下でも発
育を進めるという“短日型”の発育パターン

をもっているのかも知れない（後述 = p. 33
参照）。

第2節 蛹の光周反応

本種の蛹が成虫分化の開始に關して、どのような光周反応を示すのかを詳細に調べるために、1979年および1980年に前年と同様の実験を行った (Ishii & Hidaka, 1982)。しかし、ひとつの地域で、多数の卵を得ることができなかつたので、実験には複数の産地、すなわち丹沢山地、金沢市、山形市、豊田市のものを併用した (図1)。また、この実験では、幼虫期の条件を 20°C 16L8D、または 20°C 12L12D (山形産のみ) にこれらに加えて、 20°C 8L16D) とした。

孵化した幼虫は200mlの透明プラスチックカップに入れ、エサとして、ミヤコアライ H. aspera、セアカンアライ H. takaoi を与えて飼育した。飼育密度は、1〜3令は1カップにつき約20個体、4, 5令では1カップにつき4〜6個体にした。蛹は孵化当日から200mlの透明プラスチックカップに入れ、 20°C

16 L 8 D, 15 L 9 D, 14 L 10 D, 13 L 11 D, 12 L 12 D, 8 L 16 D の条件にやっし T= 恒温器内に納し T=。蛹の解剖は、蛹化してから 60 日目および 150 日目に行なった。成虫分化の進行度はおし節で述べた基準(表 1 参照)に従った。

結果を表 3 に示した。興味深いことに、幼虫期の日長条件によって蛹の光周反応が異なった。

1) 幼虫を 16 L 8 D 日長下で飼育した場合
得られた蛹(以下 16 L-蛹と呼ぶ)は基本的には「短日型」の光周反応を示した。^{短日型}すなわち、金沢両品種群の 16 L-蛹は、蛹化 60 日目に解剖した時 12 L 12 D, 13 L 11 D, 14 L 10 D の各日長下ではすべて Grade C に達していたが 16 L 8 D 日長下では成虫分化の徴候が認められたか、T= (=Grade 0)。また、蛹化 150 日目の解剖の時にも、12 L 12 D, 13 L 11 D, 14 L 10 D 日長下の「蛹」が、大部分死んではいったか、Grade D₂, Grade E, あるいは Grade F (すべてに羽化

した。これに基いて進んでいったのに対し、16L
 8D日長下の蛹はようやく成虫分化を開始し
 ている（Grade A）であった。これらの結果
 は、丹沢・金沢両個体群の16L-蛹が約15時間
 の臨界値を境に発育プログラムを切り換える
 ことを示している。すなわち、12、13、14時
 間といった短日下では、成虫分化が速かに開
 始されると共に、形態形成も順調に進むのに
 対して、16時間日長下では、成虫分化の開始
 が明らかに遅れていた。

これと同様の結果は、山形、豊田両個体群
 を用いた1980年の実験からも得られた（表3）。
 すなわち、蛹化60日後の解剖の時、両個体群
 の16L-蛹は、14時間以下の日長（14、13、12、
 8時間）下では、Grade CあるいはGrade D
 に達していて、速かに成虫分化が始まること
 を示していたが、16時間日長下では、すべて
 Grade Dで分化は始まっていなかった。

しかし、ここで興味深いのは、15L9Dは
 長下にあかれた両個体群の16L-蛹の反応のうち

がいである。蛹化60日後の解剖の時、豊田個
 体群の16L-蛹は、Grade 0であって、 T_E のに対し、
 山形個体群のそれはGrade AあるいはGrade
 Bで成虫分化がすでに始まっていることを示
 5 している T_E 。これは、次のような2つの仮説を
 立てると、すっきりと解釈することができる。
 ひとつは、個体群によって臨界日長に差があ
 るのではなにかということ、そして、もう一
 つは、本種の蛹は、臨界値付近の日長条件
 10 下では日長に対して量的反応(=graded response)
 をするのではないかということである。表
 から、豊田、山形両個体群の16L-蛹の臨界日
 長は、それぞれ、約14時間30分、約15時間と
 読み取れるが、豊田市と山形市間の約3度と
 15 いう緯度の差(図1)を考えると、この30分
 程度の差は何ら不思議ではない。臨界日長の
 地理的変異は多くの昆虫類では普遍的な現象
 のように思われる(タ=レフスキー, 1966;
 Beck, 1980; Masaki, 1961 など)の。

次に日長に対する量的反応(graded response)

の方であるが、これは山形似体群の16L-蛹が15L9D下におかれた時、成虫分化の開始、進行が16L8D日長下より早く、14時間以下の日長下よりは遅いという事実をうまく説明する。すなわち、本種の蛹における成虫分化の開始と進行は臨界日長より十分短い日長下では速かであり、臨界日長付近の日長下ではゆるやかであり、そして、臨界日長より十分長い日長下では抑制されるのだと考えられる。

2) 幼虫を12L12D, 8L16D日長下で飼育した場合

丹沢、金沢両似体群の12L-蛹は、13L11Dあるいは12L12D日長下におかれた場合には、16L-蛹と同様、成虫分化を速かに始めたが、16L8Dおよび14L10D日長下では分化の開始が著しく遅れた(表4)。これは、丹沢、金沢両似体群の12L-蛹では、成虫分化の開始を調節する臨界日長が、14時間と13時間の

直、可なりち、約13時間30分であることと示している。この値は、両側体群の16L-蛹の示す値、約14時間30分（表3参照）より、1時間程短い。このことは、本種が幼虫期に経験した日長条件によって、成虫分化開始を調節する臨界日長を変化させることを意味している。

山形側体群の12L-蛹においては、事情は多少複雑である。8L16D日長下では、山形側体群の16L-蛹は蛹化60日目にGrade CあるいはGrade Dまで進んでいたが、12L-蛹はすべてGrade Oで成虫分化がまだ始まっていないことを示している。また、12L-蛹は16L8D、15L9D、14L10D日長下で成虫分化の開始が著しく遅延するばかりでなく、13L11D、12L12D日長下においても、一部の側体で成虫分化が抑制された。したがって、山形側体群の12L-蛹は極めて成虫分化を開始しにくい生理状態にあるといえるかもしれない。注目すべきことは、13L11D日長下にあ

かれた4個体の12L-蛹は、孵化60日目には、1
 個体がGrade 0、1個体がGrade D₁、残り2
 個体がGrade Aに成ったとてある。前述の「
 量的光周反応」の仮説に従えば、このことは
 13時間という日長が12L-蛹の成虫分化開始を
 ユニトロールする臨界日長に近いからである
 ということができる。いずれにしても、これ
 の結果は、山形個体群の12L-蛹が「中国型」
 の光周反応をすることを示している。残念な
 ことに、丹沢・金沢両個体群の蛹については
 8L16D日長の効果を調べていないので何と
 もいえないが、少なくとも本種の山形個体群
 では、幼虫期の日長が成虫分化開始時期を調
 節する臨界日長ばかりでなく、光周反応のパ
 ターンをも変化させてしまうことが明らかにな
 った。

山形個体群の8L-蛹は、臨界日長よりも短い光
 (約13時間30分)、16L-蛹と似た光周反応を
 示すように思われる(表4)のしかし、12L
 12Dあるいは8L16D日長下におかれた8L-蛹

の中には成虫分化の開始するものもあるのだが、
山形似体群の8L-蛹が必ずしも短日型を示すとい
うことはできない。

5 以上のよう結果から、本種の蛹は成虫分
化の開始時期の調節に関して、顕著な光周性
を示すことが確かめられた。実験には、京都（
前節）、丹沢、金沢、豊田、山形という互い
にかたまり隔った5地域の似体群が使われたに
10 もかかわらず、どの似体群の蛹も成虫分化の
開始において光周反応がみられた。このこと
は、この蛹の光周反応が本種の普遍的な属性
であることを示している。そして、興味をそ
そるのは、^{本種の}蛹の示す光周反応が幼虫期の日長
15 条件によって変化することである。本種の蛹は
基本的には「短日型」の光周反応を示すが、
一般に、短日下で得られる蛹は長日下で得ら
れる蛹と比べて臨界日長が短くなるようであ
る。特に、山形似体群において、12L-蛹が
「中間型」の光周反応を示し、幼虫期の日長

が光周反応のパターンまで変えてしまう場合
 のあることが明らかになった。しかし、前述
 のように山形地方の本種の成虫出現期は6~
 7月で、実際には幼虫期（おそらく7~8月）
 の日長が14時間以下になることはよいと思わ
 れる。したがって、「中肉型」の反応は山形個体
 群の生活環の中で適応的な意味をもたっていた
 るう。これに反して、丹沢 豊田 京都など
 の産地では成虫の出現時期が3月下旬から4
 月であり、早い発育経過をたどる個体ほど幼
 虫期の日長は短くなる。すなわち、これらの
 個体群では、幼虫期の日長によって成虫分化
 をコントロールする臨界日長が変化すること
 に意味があるかも知れない。このことについ
 ては、第3章で考察してみたい。

本種の蛹の示す光周反応でユニークなのは、
 臨界日長付近で量的反応が見られることであ
 る。すなわち、臨界日長下では、それより長
 日側よりは速く、それより短日側よりはあそ
 く成虫分化が開始、進行する。しかし、この

現象は山形似体群の蛹でのみ認められたもので、本種に普遍的なものかどうかは不明である。

オ 3 節 仮眠分化を開始させるのに必要となる 短日処理日数

前節において、本種が仮眠分化の開始に際して光周性を示すこと、およびその光周反応が基本的に「短日型」であることを明らかにした。では、どれくらいの期間短日に曝せられると本種の蛹は仮眠分化を始めるのだろうか。これを知ることは、後に野外における本種の仮眠分化開始時期を予測する上で重要なことである。また、それは日高ら(Hidaka et al. 1971)の蛹化後1ヶ月の「休眠」について検討する上でも大切な情報を提供してくれるはずである。この実験(Ishii & Hidaka, 1982)は、前節の実験と並行して行われ、豊田個体群の16L-蛹が用いられた。蛹は7グループに分け、そのうち3グループは蛹化当日から、それぞれ、10、20、30日間20℃12L12D条件下にあり、20℃16L8D条件下に移してから60日後に解剖を行った(シリーズA)。残りの4グループは、こ

れと比較する目的で、それとを蛹化後、10、20、30、40日目20℃12L12D条件下において、後には解剖した（シリーズB）の

結果を表5に示す。

シリーズ A

10日間の短日処理を受けた後、長日下に移動された蛹はGrade 0で胚虫分化を開始していた。しかし、これに対して、短日処理を20日あるいは30日間施されたグループの蛹は、長日下に移動されてから60日目の解剖時にはGrade CまたはGrade Dに達していて、胚虫分化が速かに始まったことを示していた。これは、本種の蛹が20日間の短日処理で十分胚虫分化を開始できることを示している。

シリーズ B

蛹化後10日目に解剖されたグループの蛹はすべてGrade 0であったが、20日目に解剖されたグループの3個体のうち1個体はGrade A、残り2個体がGrade 0であった。シリーズAの結果と照らし合わせて考えると、

蛹化20日目に Grade D であつた2個体は、外部から知ることはできなかったが、成虫分化開始が決定された後とみるゝが妥当かも知れない。その後、短日下において、成虫分化は蛹化30日目で Grade A、40日目で Grade C まで進むことがわかつた。

これらの結果から、本種の蛹は20日間短日下におかれれば成虫分化を開始するが、あるいは成虫分化開始の決定がなされると推定される。しかし、この20日間は、日高ら(Hidaka et al, 1951.)のように、「環境因子に不応応な夏の休眠期」とみとらるべきではない。むしろ、この20日間の間には本種の蛹は日長などの環境情報を「読み」、成虫分化を開始するかどうかの決定を行つてゐるのだと考えるべきである。日高らのいう「蛹化後1ヶ月間の休眠」期間も、おそらく、彼らの用いた恒温全暗条件を本種の蛹が「読み取る」のに要する期間であつたにちがいない。本種の蛹は蛹化後、好適な条件下で休眠の消滅が決定されるまで「休眠

状態を続けると考える方が自然であろう。

5

10

15

5

10

15

第4節 種々の温度、日長条件下における

成虫分化の進行

本種の蛹は、成虫分化開始時期決定の手がかりとして日長を利用していることが明らかにされた。言い換えれば、これは、本種の蛹休眠の消去が光周反応によってコントロールされているということである。光周反応は、しかし、温度による影響を受けることが多くの昆虫類で知られ、一般に、高温は長日と、低温は短日と似た効果をもつといわれている（タニ・フスキー、1966、Saunders, 1982 等）。

本種においても、自然状態で考えられる範囲内での温度、日長の種々の組み合わせが成虫分化の開始時期や進行速度にどのような影響を及ぼすかを調べる必要があるだろう。それによって、本種の蛹休眠の性質が明らかにされるとともに、野外における本種の成虫分化開始時期や進み方を推察することが可能となる。

実験には、豊田、丹波、金沢、京都の4件

体群が用いられた。幼虫は 20°C 16 L 8 D の条件下で飼育し、得られた蛹は 247"ルーフに分けて、蛹化当日から種々の温度、日長条件下に移した。その他、幼虫、蛹の飼育方法、成虫分化進行度の評価法は第二章の実験と同様なので省略する。

1) 恒温、恒日長下での成虫分化 (シリーズ A)

30°C あるいは 33°C といった高温条件下では、日長 (12 L 12 D, 10 L 14 D) が好適であった。成虫分化の開始が遅れる (表 6) にもかかわらず、 30°C の温度条件下におかれた豊田 12 体群の 16 L-蛹は、蛹化 60 日目でも Grade 0 であった。また、 33°C あるいは 30°C の条件下におかれた京都 12 体群の 16 L-蛹も、蛹化 100 日目にしては、約半数が Grade 0、残りの 12 体も Grade A または Grade B の段階にとどまっていた。これは、高温が本種の蛹休眠の消滅に好して、長Aと同様の効果をもつことを示唆している。

低温でもまた、本種の成虫分化開始を抑制するらしい。10℃の短日（10 L 14 D）条件下におかれた京都個体群の16 L-蛹は、蛹化後100日を経てもすべて Grade D のままであった。

これに對して、14℃、23℃、25℃の短日（12 L 12 D）下におかれた豊田、京都両個体群の16 L-蛹の大半は、蛹化60日あるいは100日後の解剖時に Grade C より先の stage に達して、成虫分化が速かに開始、進行していることを示していた。25℃と14℃の条件下で、蛹化60日目にしてなお Grade D の個体が存在するものは、それらがそれぞれ、成虫分化を速かに開始させる上限、下限の温度に近いからではなだろうか。換言すれば、本種の蛹休眠が速かに消去されるのは、短日下でしかも温度が約14～約25℃の範囲内にある時ということになる。この14～25℃という温度範囲は日高ら（Hidaka et al. 1951）の「中温域（15～23℃）」とほぼ一致する。

とすると、既に述べたように、日高らは本

種の蛹を全暗条件下に置くことにより、この15~23℃という値を得ている。全暗がギフキョウの蛹に好し、短日と同じ効果をもつと仮定すれば、彼らの結論を矛盾なく説明することができよう。そこで、彼らの用いた丹沢仁体群の蛹、および京都仁体群の蛹を20℃の全暗下に置いて幼虫分化の開始が速いであるかを調べた。解剖は、それぞれ、蛹化60日目、100日目に行なったが、すべての仁体がGrade CあるいはGrade Dに達していて全暗イコール短日という考えを支持する結果となった。

ちなみに、温度条件が14℃、23℃と幼虫分化開始に好適な範囲内にあっても、長日条件下では分化開始が抑制された。

2) 温度あるいは日長変化の効果 (シリーズB, C)

休眠が消滅されると、形態形成は長日下でも、低温下でも進行する(表7 a, b)の、本

種では、成虫分化開始後の長日が形態形成を停止させないことは、前節(オス節)の豊田両体群の16L-蛹による実験からも明らかであるが、この実験に用いた丹沢、金沢両体群の16L-蛹においても、短日下で始まった成虫分化は、長日下でも継続することが示された。すなわち、両体群の16L-蛹は、 20°C 12L 12D下では蛹化後60日以内にGrade Cまで分化が進む(表3参照)が、その後さらに 20°C 16L 8D下に移して75日経過してから解剖すると、Grade D₂あるいはGrade Eにまで分化が進行していった(7% - 70%)。同様に、蛹化後 20°C 12L 12D下には60日間おいて成虫分化を開始させた後、 5°C (DD=全暗)下には75日間おかれた場合も、丹沢、金沢両体群の16L-蛹はGrade D₁あるいはGrade D₂に進んでいった(表4)。低温が形態形成の進行を妨げないことを示していった。

温度条件が好適であっても、長日下では本種の成虫分化開始は著く遅れる。しかし 興

味深いことには、16L 8Dのような長日条件下で、温度を 23°C から 16°C (c)あるいは 20°C から 14°C (d)というように降下せせると成虫分化を開始せせることかできる(表7)。
 5 本種においては、蛹期における温度降下は休眠消滅に導いて短日と似たような効果をもつと思われる。

ところが、2番目の条件が極端な低温(あるいは「中温域」をはずれた低温)である場合には、成虫分化は開始しないらしい。9412-7°Eの蛹(豊田121株群の16L-蛹)は、 20°C 16L 8Dの条件下から 4°C 10L 14Dの条件下に搬されたが、分化を開始しなかった。10L 14Dという日長は、休眠消滅には好適なはず
 10 のので、 4°C という低温が成虫分化の開始を抑制したと言った方がいいだろう。

ここで白題かみとつ提起される。すなわち本種の蛹が 10°C 10L 14D、 4°C 10L 14Dというような低温短日下にあかれた時に成虫分化を開始しないのは(表6、表7を参照)、休
 5 10 15

眠が消えなければならぬのか、あるいはまた、
 休眠は消えていゝるのにもかわらぬ。形態
 形成が低温によつて抑制されていゝるからた
 のかという問題である。そこで、このことを
 5 明らかにするため、1982年、京都12体群の
 16 L-蛹を用いて追加実験を行った（シリーズ
 C; Ishii & Hidaka, 未発表）。この実験は、
 7 L 休眠消え後の種々の温度条件下で形態
 形成がどのように進行するかを調べる目的も
 10 兼ねていゝる。

京都12体群の16 L-蛹も、20℃の長日（16 L
 8 D）条件下から4℃あるいは10℃というよ
 うな低温の短日（10 L 14 D）条件下に蛹を移
 して成虫分化は始まるたか（表8, カ
 15 ル - 7° f. ♀）。そこで、今度は逆に、10℃の
 短日下から20℃の長日下へと蛹を移してみた
 がやはり成虫分化は始まるた（表）。お
 ける節2" 明らかにしたように、本種は20日間の
 短日^(20℃ 12L 12D)処理を受けると休眠が消え、成虫分
 化が開始される。したがつて、これらの結果

は、本種の休眠が 4°C , 10°C というような低温下では、短日条件下であっても消滅されたいことを示している。之にあげた2つの考え方のひとつ、「低温下では休眠は消滅される」とは却下せよう。これはまた、次のような実験結果からも明らかである。

休眠消滅後の低温が形態形成の進み方についての影響をほぼ確かめるために、 20°C 12 L 12 D 下で20日間短日処理した群を 4°C , 10°C , 15°C (日長条件はすべて10 L 14 D) 下に移し、60日目には解剖を行った。解剖時、 4°C 下に移されたグループは Grade A であり、 10°C または 15°C 下に移されたグループはそれぞれ、Grade C, Grade D, により分化が進んでいた (i, j, k)。20日間の短日処理後には解剖された豊田101株群の16 L-群は Grade 0 あるいは Grade A の状態 $T_0 \rightarrow T_1$ (参照) ことから推察すると、本種の休眠分化は 10°C , 15°C という低温下でも、また、

極めてゆっくりとではあるが 4°C 下において
 この現象は進行していったことになる。しかし、
 さて、本種の場合、やはり休眠が消失されて
 いるのは 4°C や 10°C の低温のためには形態形成
 が抑制されるというように状況はありそうも
 ない。低温短日下で成虫分化が進まず、この
 低温下では休眠が消失されないからである。

ガルーゾー、 μ 、 ν の解剖結果を比較する
 と、形態形成の進捗が温度に依存しているこ
 とがわかる。すなわち、形態形成の進み方は、
 明らかに、 4°C 下より 10°C 下、 10°C 下より 15°C
 $^{\circ}\text{C}$ 下で速く進んでいる。そして、この「形態
 形成の温度依存性」は、休眠消失後、 30°C 下
 に移されたガルーゾーの解剖結果を見ると一
 層明瞭になる。

高温長日そのものは、京都12年群の16L-8D
 に対しても成虫分化の開始を抑制する効果も
 もっている(ガルーゾー)しかし、20日間の
 短日処理で休眠を消失させた後、高温長日
 (30°C 16L 8D) 下に移された成虫においては

形態形成は速かに進行し、60日目の解剖時に、Grade D₁ あるいは Grade D₂ にまで達していた。京都12体系群の蛹は、20℃ 12 L 12 D 下では Grade D₂ にまで分化が進行するのに約4ヶ月を要する（第1節参照）ことから考えると、30℃ 下での分化の速度がいかに大をいかか理解できる。ところが、興味深いことには、グループAの個体はすべて、解剖の時点ですでに死亡していた。これは、Grade D₁ から Grade D₂ の stage が高温に弱いことを示唆しているのかもしれない。

最後に、30℃ や 33℃ の短日下にあかれた蛹の成虫分化開始が遅れた（シリーズA）原因について考えておきたい。グループAの解剖結果から、休眠が消失されれば高温下では形態形成はむしろ速く進むことが示された。したがって、この場合においてもやはり、高温は休眠の消失そのものを抑制しているということができるだろう。

以上のようなら、シリーズ A, B, C の結果を総合すると次のようになる。1) 本種の休眠は、短日と中温 ($14 \sim 25^{\circ}\text{C}$) が組み合わせると限られ、 T 条件下でのみ速かに消滅する。
 2) これに反して、その後の形態形成は日長条件とは関係なく、かつ、少なくとも $4 \sim 30^{\circ}\text{C}$ という広い温度範囲で進行する (下表)。3) 形態形成の速さは温度依存的であり、温度が高い程大きい。4) しかし、Grade D₁ あるいは Grade D₂ という stage に達し、 T 自体は高温に弱く、 30°C のような温度下では、これらの stage での死亡率が高い。

日長条件	短日			長日		
温度条件	低温 (10°C)	中温 (20°C)	高温 (30°C)	低温 (10°C)	中温 (20°C)	高温 (30°C)
休眠消滅	X	O	X	X	X	X
形態形成	O	O	O	O	O	O

表: 種々の温度・日長下における休眠の消滅と形態形成の進行。 O: 好適な条件, X: 不適な条件

第5節 自然条件下における成虫分化の進行

自然条件下において、本種の蛹休眠はいった頃消去されるのだろうか。また、それに引き続いて始まる形態形成はどのように進行し、いった頃完成するのだろうか。これは、この点をしめくくりにあて、どうしても明らかにしておくべき問題である。

そこで、1979年春から1981年春にかけて、京都仁体群の蛹を戸外にあき、いろいろの時期に解剖を行った（Ishii & Hidaka, 1982; 未発表）。幼虫の飼育は、第1節の実験と同様に、実験室の30℃で行った。得られた蛹は、素焼の植木鉢の中に入れて水ゴケの上に並べ、建物の陰に放置した。なお、植木鉢には^へ蛹が直接風雨にさらされないようにカバーでふたをした。

1980年は、第1回目の解剖を10月1日に行なったが、解剖した2個体ではすでに成虫分化

が始まり、2 月に (Grade A, 表 9) A これは、
 予外にあかれた本種の蛹にあっては、休眠の
 消去が 9 月中に起こったことを示している。

次に、12 月 22 日と翌年の 3 月 4 日に行われた
 5 解剖の結果を比較することから、予外の蛹の越冬
 stage が Grade C から Grade D₂ あたりである
 ことがわかる。この実験では、成虫の羽化
 は 3 月 26 日から始まった。このことと、3 月
 4 日、3 月 23 日の解剖結果とから、予外では
 10 3 月に入ってから形態形成が完成 (羽化)
 に向かって急激に進むことがわかる。

これらの結果から、京都にあっては本種の
 蛹休眠は 9 月頃に消去され、形態形成途上の
 蛹 (Grade C ~ Grade D₂) で越冬し、翌春形
 15 態形成を完成せせると推定される。この大筋
 は、2 年間の全データについても変わらない
 (図 3) A しかし、越冬前までの成虫分化の
 進み具合について、かなりのばらつきが認め
 られた。9 月中にはすでに Grade C に達して
 いた個体もあるし、また、12 月の解剖の時、

大部分の個体が Grade C か Grade D₁ T₁ → T₂ の
 になり、Grade B や Grade D₂ の個体も見られ¹た。
 しかし、いづれにしても、京都個体群では
 (おそらく他の個体群においても) 夏の
⁵間は成長分化の開始が抑制されていること、
 および、冬に訪れる前に形態形成は完了して
 いることは確かである。

第6節 考察 — 本種の蛹休眠の性質 —

以上のような結果から、本種においては日長、温度両条件が好適な場合にのみ、成虫分化が開始されることが明らかに⁵なった。すなわち、本種の蛹（16 L-蛹）は、14~15時間以下の日長条件と14~25℃という温度条件が満たされると速かに成虫分化を開始する。T₁と¹⁰えば、京都においては、晩春から初夏に蛹化が起こるので、本種の蛹がこのような条件下にさらされるのは初秋ということになる。実際、前節の実験で、¹⁵戸外に置かれた本種の蛹の大半が成虫分化を開始するのは9月であることが確かめられた。したがって、秋の中温、短日下で成虫分化を始めるという本種の蛹のもつ生理的性質は、夏を休眠状態で越すための適応であると考えられる。このような、夏のための休眠は夏休眠 summer diapause あるいは夏眠 aestivation と呼ばれている。正木（Masaki, 1980）は、夏休眠を「夏の盛りが訪

れる前に誘起され、秋あるいは冬に消え去れ
て、生殖、発育、採餌などの活動相が始まる
よう「休眠」と定義している。本種の蛹休眠
は、まさにこの定義にあてはまる。本種の蛹
5 休眠を夏休眠と位置づけることによって、後
の議論を簡潔にすることが出来る。

1) 休眠の誘起

1 1代性の本種の蛹休眠は「内因性」であり、
10 その誘起にはいかたも環境要因も関与しない
と考えられる。事実、幼虫を長日下で飼育し
ても短日下で飼育しても、得られた蛹は必ず
休眠に入おり、長日下では成虫分化の開始が
著く遅延する。しかし、幼虫期の日長は、休
15 眠消去の臨界日長や光周反応のパターンに影
響を及ぼす。その意味では、本種の蛹休眠の
コントロールに環境要因が全く無関係ではな
くはない。この現象のもつ適応的意義につ
いては次章で論を展開しようと思う。

2) 休眠の消去

本種の蛹休眠は、短日と中温 ($14 \sim 25^{\circ}\text{C}$) の組み合わせられた条件下で消去される。これは、一般に低温や長日によって消去される冬

休眠 winter diapause とは異なっている。一方

本種のように短日や中温によって休眠が消去されたり、回避されたりする例は夏休眠をする昆虫類に普通に見られる (Masaki, 1980)。

たとえば、ヤマユカ Antheraea yamamai では

蛹夏休眠の長さが短日で短縮される (Kato et al., 1979) し、ユウマダウエダシヤ Abraxas miranda (Masaki, 1958, 1959) やヨトウカ Mamestra brassicae (Masaki & Sakai, 1965) では、蛹夏休眠が中温で消去される。

本種の蛹夏休眠の消去は、しかしながら、次のような2つの極端な生理的特質によって特徴づけられるだろう。その第一は、臨界日長近辺では、休眠消去が日長に対する量的反応で調節されることである。このタイプの光周反応は、他の数種の昆虫で知られている。

これは、たとえば「ガガンボ」の一種、Tipula pagana (Butterfield, 1976)、2種類の「ツカテ」のうち、Chrysopa downesi, C. carnea (Tauber & Tauber, 1973, 1975, 1977)、うすバツバツ、Elcysma westwoodii (石井, 常喜, 1977)、ミノウスバ、Pryeria sinica (石井, 1982) の休眠消滅の光同反応で見られるが、これらの種において、⁵量的光同反応が同一個体群に属する各個体の発育や生殖の暗期の省一化に役立つと考えられている。しかし、¹⁰本種についても同じことを言えるかどうかはまだ何とも言いえない。

本種の蛹休眠に特徴的なのは、このうちでは、たとえ長日下であっても、¹⁵蛹が温度降下（おおよそ、 $14 \sim 25^{\circ}\text{C}$ の範囲内での）を経験すると消滅されることである。このような反応性は短日に温度降下を伴う場合には、休眠消滅の暗期の省一化に役立つとみられる。

休眠消滅の臨界日長は、山形個体群では約15時間（16L-蛹にしている）であるが、これは山形地方における7月下旬の日長に相当する。

また、豊田低作群の16L蛹の臨界日長、約14
 時間30分は、豊田地方の8月上旬の日長であ
 る。しかし、実際には、日長が臨界値を割って
 も、^{いぼくほ}夏季の高温のために休眠消滅は抑えられ
 5 る。だから、成虫分化の開始は気温が中温域
 にまで下がる初秋になる。

では、長日による休眠消滅の抑制にはどの
 ような意味があるのだろうか。結論から述べ
 ると、長日は、蛹化後夏の高温期が訪れざる
 10 での間に休眠が消滅されるのを防ぐと考えら
 れる。本種の蛹化時期は、大部分の地方で5
 月～6月（標高の高い産地や寒冷地では7～
 8月）であるが、その頃の平均気温は中温域
 にある（表10）¹⁰。したがって、温度条件だけ
 15 から考えると本種の蛹は蛹化後すぐに休眠か
 ら目覚めてしまうことになる。ところが実際
 には、5～7月は1年でも日の長い時期に当
 たり、^(表11)本種の蛹休眠は臨界値以上の日長のた
 めに消滅されないのである。

3) 形態形成の進行

本種において、休眠が消滅されると同時に形態形成が始まる。形態形成が進行する温度範囲は、休眠消滅のそれを含みかなり広い。

たとえば、 20°C 12L 12D の条件下では、約20日間で Grade 0 の状態にとどまっ後、分化が視覚的にも認識されるようになる。日高ら (Hidaka et al. 1991) は、孵化後1ヶ月は「夏の休眠期」で環境因子に反応しないと推論したが、この約20日間は、休眠消滅に必要な時間と考えるべきであろう。

本種の形態形成は温度依存的で、実験を行った $4 \sim 30^{\circ}\text{C}$ の範囲では温度が高い程速かに進化した。 4°C のような低温下でも、極めてゆっくりとではあるが形態形成は進行する。これに対して、 30°C においては、形態形成の進行が速いかわりに可成りの低体で Grade D₁ あるいは Grade D₂ で死亡した。このことは、形態形成の完成のためには、形態形成初期とは異なり温度条件が要求されることを示唆

してゐる。なお、形態形成は日長条件に關係なく進行する。

京都地方では、野山の草は9月頃成虫化を開始し、12月には大部分がGrade CかD₁に達して越冬すると推察される。当然、冬の間に少しずつ形態形成は進行するであろうが、春の訪れと共にそれは急激に完成に向かう。

第3章 幼虫期の日長に与る蛹休眠のコントロール

前章で、本種において幼虫期の日長条件によつて^蛹休眠消滅の臨界日長が変わることを明らかにした。実験に用いた、丹沢、金沢、豊田、山形のどの個体群でも、幼虫を短日条件下で飼育すると臨界日長が短縮した。また、特に山形個体群においては、幼虫期の日長によつて蛹の光同反応の型まで変化可るようであった。すなわち、16L-蛹や8L-蛹は、他の個体群の蛹（16L-蛹も12L-蛹も）と同様、短日型の光同反応を示したか、12L-蛹は中間型の傾向を示した。考へ方によつては、これらの事實は、短日下で得られた蛹は休眠が消滅しにくくなることを示しているとも解釈できる。本章では、このようば、幼虫期の日長が蛹の光同反応に影響を及ぼすことの意味を考察してみたい。

中1節 京都仁体群の蛹の光周反応と幼虫期の日長

1981年、京都産の本種を用いて、幼虫期の⁵日長が蛹の光周反応に及ぼす影響を明らかにするために、2シリーズの実験を行った(Ishii & Hidaka, 未発表)。

1) 幼虫期の日長による臨界日長の変化(シリーズA)

孵化後の幼虫を4つのグループに分け、それぞれ、 $20^{\circ}\text{C}-16\text{L}8\text{D}$ 、 $12\text{L}12\text{D}$ 、 $8\text{L}16\text{D}$ の各人工条件下および実験室の3う下において¹⁰蛹化まで飼育した。3う下のグループには、¹⁵5月3日に孵化した幼虫を売ったが、それらが蛹化したのは5月24日から5月27日までの間であった。得られた蛹は、各グループ共々グループに分け、 $20^{\circ}\text{C} 16\text{L}8\text{D}$ 、 $15\text{L}9\text{D}$ 、 $14\text{L}10\text{D}$ 、 $13\text{L}11\text{D}$ 、 $12\text{L}12\text{D}$ 、 $8\text{L}16\text{D}$ 、 $0\text{L}24\text{D}$ (DD = 全暗) の条件下に⁵移した。¹⁰成¹⁵

虫分化の進み具合を見るために、蛹化100日目
に解剖を行った。その結果を図4に示した。

図から明らかなように、NL-蛹(3う下の
7"ル-70)と16L-蛹の光周反応はよく似てい
5 て、ともに約15時間を臨界日長とする「短日
型」に見える。注目すべきは、15L9D下では、
分化の進行が16L8D下よりは速く、14L10D下より
は遅いことである。京都12体系群においても、
臨界日長付近で量的光周反応(graded response)
10 が起こっている。

京都12体系群では、12L-蛹、8L-蛹もまた「
短日型」の光周反応を示す。しかし、臨界日
15 長はNL-蛹や16L-蛹と比べて短く、12L-蛹で
約13時間30分、8L-蛹で約14時間30分と読み
取れる。すなわち、前章で光周反応を調べた
丹沢、金沢、豊田、山形の各体系群で見られ
たのと共通の現象が京都12体系群においてもみ
られるのである。

2) 蛹の生育反応の決定期 (シリーズ B)

では、幼虫期のいづれ、蛹の生育反応が決定づけられるのだろうか。14 L 10 D 下で 16 L-蛹と 12 L-蛹の反応が分かれることを利用し

て、次のような実験を組んだ。幼虫を⁵蛹化後、3 眠起ありいは、4 眠起まで 20°C 16 L 8 D の条件下で、その後蛹化まで 20°C 12 L 12 D の条件下でそれぞれ飼育し、得られた蛹を 20°C 14 L 10 D 下に移した。また、この逆 (幼虫の飼育条件を 20°C 12 L 12 D → 20°C 16 L 8 D と切り換える) の実験も行った。結果を図 5 に示した。

なお、コントロール (group I および group IV) は、シリーズ A の結果を示している。

group II, III の蛹は、12 L-蛹 (group IV) と同様、¹⁵蛹化 100 日後の解剖の時、Grade 0 ないしは Grade A, B 2" あり、これに対して、group V, VI の蛹は、16 L-蛹 (group I) と同じように、ほとんども Grade D₁ あるいは Grade D₂ にまで進んでいた。すなわち、幼虫期における日長条件の切り換えが 3 眠起、4 眠起のいずれに行われ

れども、切り換え前の日長条件が蛹の光周反応に影響を及ぼしているように見える。これらの結果から、どのような光周反応をする蛹に将来なるかが決定されるのは 孵化してから 5 日眠起までの間ということになる。20℃の温度条件下で飼育した場合、本種の幼虫（京都産）は、1～3令期を約12日、1～5令（全幼虫期）を約25日で終るもので（Ishii & Hidaka, 未発表データ）、蛹の生理的性質は幼虫期の前半で可決に決まるといえる。

中2節 考察——幼虫の示す「光周性」の 適応的意義——

本種は、幼虫期前半の日長条件によつて蛹
5 の日長に対する反応性を変えることが明らか
に示された。これは、言い換へれば、1化性昆
虫である本種にも幼虫期に「光周性」が存在
し、それによつて蛹の生理的性質、すなわち、
休眠消滅の臨界日長を変えることを示す。

10 例へば、京都12体群に於いては、幼虫期（
前半）を16L8D, 12L12D, 8L16Dの各
日長条件下で過ごした12体は、それぞれ、臨
界日長を約15時間、約13時間30分、約14時間
30分にもつて「短日型」の光周反応を示す蛹に
15 なった。これらの蛹は、形態的に識別するこ
とは不可能だったが、14L10D, 15L9Dと
いった日長に対する反応（休眠を速かに消滅
するか否か）は明らかに異なっていた。

では、このように幼虫が光周性を示すこと
は、本種の生活史の甲ごとのような意味をも

つの点だろうか。京都個体群を例にとりて若干の考察を加えてみた。ただし、京都地方（北緯35°N）では冬至の日長でさえ約10時間はあるので、8L-蛹については考えないことにする。

京都においては、野外の本種は5月下旬から6月中旬にかけて蛹化するようである。前節のシリーズAで示したように、実験室の3月下旬で飼育したグループの蛹（16L-蛹）の光周期反応は16L-蛹のそれに似ている。したがって、野外で平均的な時期に蛹化する蛹は16L-^{（と同様）}蛹の性質をもつとみてよいだろう。可成り休眠消失の臨界日長は約15時間であるから、自然日長がその値を割る7月下旬～8月上旬までは、温度条件に拘わらず長日のために休眠状態が継続する（図6）。そしてその後しばらくは、今度は夏の高温のために休眠消失が抑制される。

では、蛹化時期が大巾に遅れた場合について考えてみよう。たとえば7月中旬に蛹化

しに似ての運命はどうなるだろう。そういう
 似ては、幼虫期の前半に夏至の前後の長い日
 長（京都付近では約15時間30分）を経験して
 いるので、16L-蛹と似た光周反応を示す蛹に

なるはずである。したがって、蛹化後の経過
 は平均的に蛹化時期に蛹化した蛹と変わらない。

しかし、蛹化時期が太中にも早まると、16L-
 蛹では夏至を安全に越すことができないかも知
 れない。すなわち、5月中旬（自然日長は約

15時間）以前には16L-蛹ができてしまうと、臨
 界日長以下の日長と中温のために、蛹休眠は
 十分に消えてしまうにちかいない。一度
 休眠が消えてしまうと、本種の形態形成は温度

が高いほど速く進むので、夏夏までには4rad
 くらいに達する。すると、このstageは高温

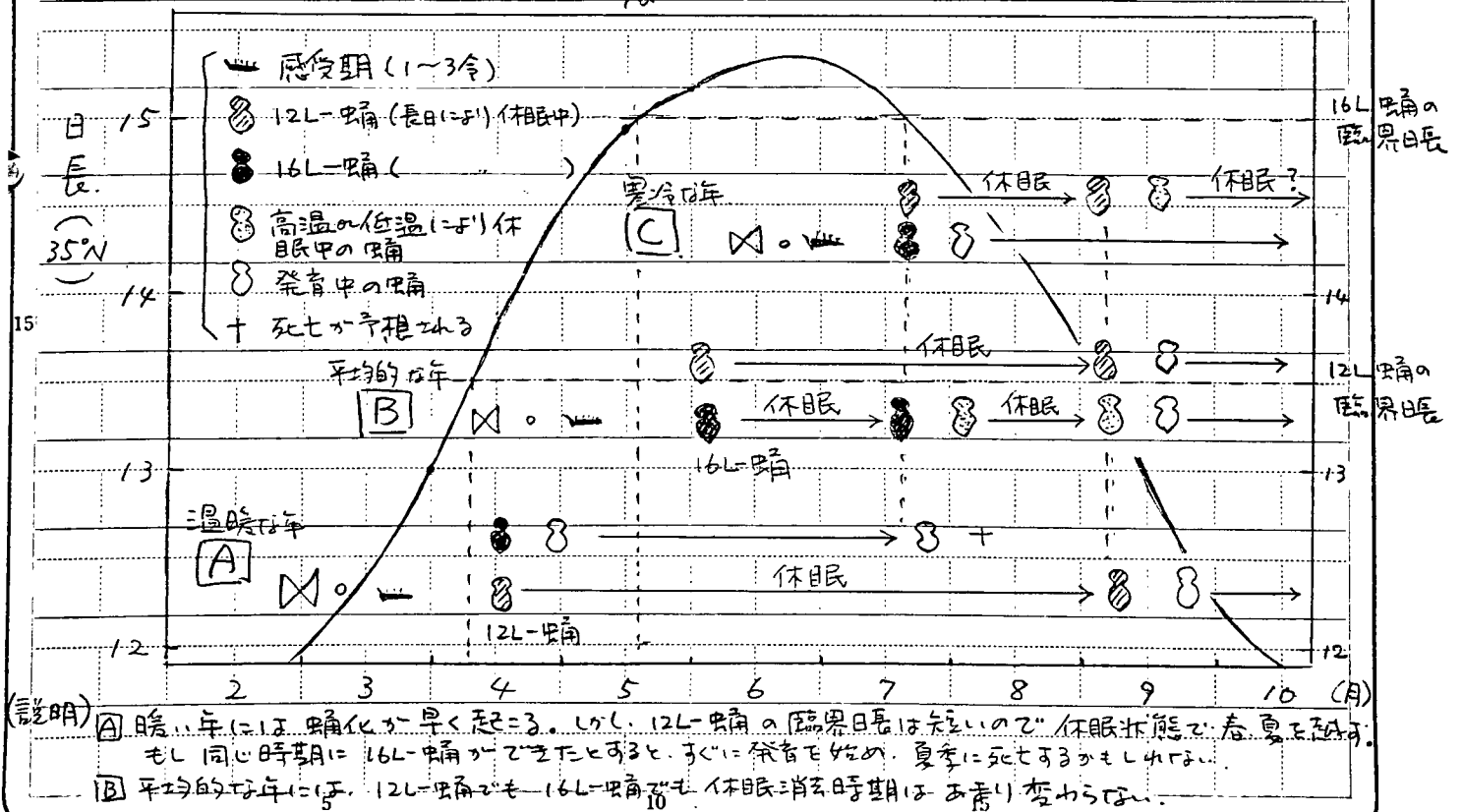
に弱い（第2章第4節参照）ので、大部分の
 似ては死んでしまうだろうとした、うまく生
 きて残れたとしても、秋に成虫として羽化した
 りすれば、やはり、無為に死んでいくはず
 である。

本種の蛹の「生理多型」は、このような危険を回避するために進化してきたのではないだろうか。すなわち、早い時期に蛹化する個体は、幼虫期の日長によつてそのことを「知り」、蛹化時期の自然日長より休眠消費の臨界日長を短くする必要がある。そういう性質を獲得したもののみか、安全に夏を越すことかできるのをご淘汰されてきたのだろう。本種の長い歴史の中では、異常に春が早く訪れ成虫が普通に2月に羽化する時代もあったかも知れない（最近の記録に、2月24日の成虫記録がある＝福田ら、1982）。そんな時代には、「16L-蛹」のみしか作れないstrainは死に絶えてしまうにちがいない。

では、例えば京都地方において4月中旬に蛹化が起こった場合について考えてみよう。これらの個体は、幼虫期の前半を13時間前後の短い日長下で過ごし、ていねいにはあつたのだから、12L-蛹に似た性質になるだろう。4月中旬の自然日長は約14時間と短いから、それ

この1個体は約13時間30分という更に短い臨界日長をもつので、気温が中温域にあるにも関わらず成虫分化を始めることはない。さらにこの1個体は、休眠状態のまゝ春、夏を越し、結局、平均的な蛾と同様に初秋に成虫分化を開始するようになる。

本種においては、蛹が休眠状態のまま安全に春、夏を越すことから、生活史の成るための重要な意味をもっている。幼虫の「光固性」は、このために本種が獲得した生理的形質にちがいない(下図)。



(但²⁰)寒冷な年には、蛻化が遅れる。そういう場合には当然 16L-蛻化かであるので、蛻化後すぐに休眠が消失されるので問題はない。しかし、12L-蛻化だと、鹿児島県を割る9月初旬の気温が中温以下なら、春まで休眠を続けることになる(→5c4?)

第4章 蛹期における2度目の休眠

本種の蛹は、夏休眠 summer diapause によって夏の高温期を休眠状態で越した後、初秋の中温と短日下で成虫分化を開始する。形態形成は、しかし、ゆっくりと進行するため、年内に完成することはない。第3章第5節で示したように、本種の形態形成は春の訪れと共に急速に進行し、羽化直前に完成に至る。

野外にあっては、この長い（京都地方では約7ヶ月）形態形成期にも関わらず、成虫の出現期はかたまりをもち、このようである。これに対し、実験室にあっては、蛹を休眠消滅に好適な条件（たとえば、 20°C 12L 12D）下においてても、羽化が起こることはいずれである。これは、休眠を消滅させる要因と羽化を引き起こす要因とが別であることを示唆している。

日高ら (Hidaka et al. 1971) は、早春の暖かさと湿り気が成虫形成の最終段階を終了させ

成の羽化を引き起こすのだと推論した。これ
に對して、木村(1975)は、本種に近く近縁
のヒメギフキョウ L. puziloi inexpecta を用いて
実験から ヒメギフキョウは形態形成がほぼ
5 完成した stage で二度目の休眠に入ると、そ
れが冬の寒さで消滅される結果、春に羽化が
起こるのだと考えた。本種においても、最近
本田(1981)、石塚(1982 a, b)などが、羽化
に對する蛹の低温処理の重要性を示唆するコ
10 ーケを得ている。蛹期における二度目の休眠
があるのかどうか、本種においても検討する
必要がある。

第1節 羽化を引き起こす環境要因

まず、休眠消去後の蛹をどのような条件下に置くか羽化が起るかを調べるために、4シリーズからなる実験を行った (Ishii & Hidaka, 投稿中)。実験は豊田産の本種を用いて、1980年から1981年にかけて行った。幼虫の飼育方法は第2章第2節と同様である。ただし、幼虫の飼育日長は16L8Dである。

得られた16L-蛹は、287"ル-70"に分けて200mlの透明ガラス477"カ77"に入れ、それぞれ次のような条件下において羽化を行なった。

シリーズA (67"ル-70") : 蛹は20℃-16L8D, 15L9D, 14L10D, 13L11D, 12L12D, 8L16Dの温度・日長一定条件下に置かれた。

シリーズB (87"ル-70") : 蛹は蛹化60日後あるいは120日後に湿度条件の変化(約60% RH → 約100% RH)を経験した。この湿度条件の変化は、蛹を乾いたティッシュペーパーを

敷いた7°プラスチック7°内から水とひいて
 16L-蛹を敷いた7°内へと移すことにより
 して作り出した。温度、日長条件は、20°C -
 14L 10D, 13L 11D, 12L 12D, 8L 16D の
 5 いずれかである。

シリーズC (6グループ - 7°) : 蛹は蛹化60日
 後あるいは120日後に日長変化 (12L 12D から
 16L 8D, 14L 10D または 13L 11D) を経験
 した。温度条件は20°C で一定とした。

10 シリーズD (8グループ - 7°) : 蛹は蛹化後60
 日間あるいは120日間、20°C 12L 12D 下にあ
 られた後、90日間の低温 (5°C DD) 処理を受け
 た。低温処理後、蛹は20°C - 16L 8D, 14L
 10D, 13L 11D または 12L 12D の条件下に移
 15 された。

これらの実験の結果を表12に示した。

本種においては、16L-蛹を20日間以上中温
 短日下にあくと休眠が消滅され、成虫分化が
 始まる。したがって、この実験では、20°C 16

L8Dの一定条件下におかれた10個体(シリーズA)以外で羽化が起こる可能性があった。

しかし、シリーズA, B, Cにおいては、実験に用いた80個体のうちわずか3個体(3.8%)

5で羽化が起こったにすぎなかった。シリーズ

Aでは、20℃ 12L 12D下におかれた10個体が蛹

化123日目に雄の蝶として羽化した。このこと

は、それではあっても、蛹化後ずっと恒温短

日条件下におかれた10個体においても羽化が起

10こることを示している。シリーズBにおいて

も、蛹化60日目に湿度変化を経験した2個体

の雄で成虫の羽化が起こった。しかし、注目

すべきことは、蛹化後羽化までに7ヶ月もか

かったことである。これは、高い湿度が

15羽化を引き起こしたのではなく、むしろその

時期を遅らせたことを示しているのではない

だろうか。シリーズCにおいては、成虫の羽

化は起こらなかった。これは、長日あるいは

日長の増加が羽化を引き起こす要因ではない

ことを示している。

以上のようなシリーズA, B, Cの結果に
対して, シリーズDでは, 32個体中8個体(25%)
で成虫の羽化が観察された。ところが興味深いことには,
5 処理を蛹化60日後から行うT₇グループにおいてのみで,
蛹化後120日を経過してから低温処理を行
うT₈場合には羽化は起こらなかった。羽化は,
低温処理終了後, 20℃の各日長下に移されてから,
11~36日目には起こった。

10 これらの結果は, 蛹期の低温処理が成虫の羽化を引
き起こすのに重要であることを示している。しか
し, 低温処理は蛹のどんなstageでも有効とい
うわけではないらしい。また, 低温処理後の条件
としては, 温度が重要で,
15 日長は大きな役割を果たさないらしい。

第2節 低温処理の効果

前節の実験結果から、本種の羽化を引き起こす要因としては、高い湿度や日長の増加とは大きな意味を持たず、成虫分化の特定の stage における低温が重要であるということが明らかにされた。この、低温が羽化を引き起こすという現象は、他の昆虫類で見られる蛹冬休眠の消滅の場合とよく似ている。たとえば、市川ら (Ichikawa et al. 1955, 1956) から、本種の蛹休眠をそれによって与えたセフロコアサンの蛹休眠は、一定期間の低温処理によって消滅させ、その後の適温下で成虫の羽化が起こる (Williams, 1946)。本種もやはり、ヒメギフテウスの場合 (木村, 1975) と同様に、成虫分化開始後に2度目の休眠を行うのかも知れない。しかし、この議論を行うためには、もう少し蛹期の低温と羽化の関係を知らなければならないだろう。

そこで、1981年と1982年に京都府伏見区の

を用いて、低温処理の羽化を引き起こす効果
を確かめるために、追加実験を行った。

この実験においても、幼虫の飼育条件は 20°C 16 L 8 D である。得られた蛹は 8 グループに分けて、蛹化当日から 20°C 12 L 12 D 条件下に置いた。これらの蛹は、その後、4℃または 10°C (いずれも 10 L 14 D) 下で低温処理してから、 20°C (16 L 8 D, 12 L 12 D, 8 L 16 D) の中温下に移し羽化を待った。結果を図 7 に示す。

group I ~ V の蛹は、 20°C 12 L 12 D 下それぞれ、20, 30, 60, 90, 120 日間おかれた後 4°C の低温処理を 90 日間受けた。羽化は、group II と group III のほとんどの個体と group IV の半数の個体とで起こったが、group I および group V では起こらなかった。これらの結果は、前節で得られた結論を支持している。すなわち、本種の羽化は、成虫分化途上の蛹を低温処理することによって引き起こすことができるが、低温処理が無効な stage が存在する。この実

験から、その stage が蛹化後 20 日目くらいまでと、蛹化してから約 4 ヶ月以降と推定される (20°C 12 L 12 D 条件下において)。

group II, III, IV において、羽化は低温処理終了後 20°C 16 L 8 D 条件下に移されたから、約 2 週間前後に集中して起こった。ただし、group II では、group III より少し低温処理後、羽化までにかかる日数が短いようである ($P < 0.05$)。しかし、重要なことは、低温処理を経験した stage がかなり異なると考えられるのにも関わらず (後述)、好適な条件下に移されたから羽化に到るまでの日数がほとんど変わらないことである。このような生理的性質は、本種の成虫が春にある程度まで羽化するに必要と可能にすると考えられる。

group VI と group VII の蛹は、90 日間の低温処理後、 20°C 16 L 8 D 下ではなく、それぞれ、 20°C 12 L 12 D, 20°C 8 L 16 D 下に移された。低温処理前は、蛹化後 60 日間 20°C 12 L 12 D 下におかれていたもので、両グループとも低温処理

理終了までの条件は、group III と同じということになる。図 7 に示したように、group VI, group VII の大部分の個体で羽化が起こった。低温処理後、羽化までに要した日数は、group III, group VI, group VII の間で差はなかった ($P > 0.05$) が、group VI, group VII の羽化日のばらつきは、group III のそれと比較してやや大きいように思われた。これらの結果は、本種の羽化が低温処理後、日長条件に因りなく起こるという前節の結論と一致する。

group VIII の蛹は、蛹化後 60 日間 20°C 12 L 12 D 下におかれた後、 4°C ではたらく、 10°C の低温処理を 90 日間受けた。羽化は低温処理後、 20°C 16 L 8 D 下に移されたから、9 ~ 14 日目に集中して起こり、羽化の誘起には 10°C 程度の低温でもよいことが示された。なお、低温処理後羽化までに要した日数の平均値は、group VIII と group III の間で差はなかった ($P > 0.05$)。

group IX の蛹は、 4°C ではあるが 30 日間しか低温処理を受けないでいた。それにも関わら

す、この group においてもほとんどの個体が羽化した。しかし、興味深いことに、羽化は低温処理終了後、1ヶ月以上経過してから起こった。これは、90日間低温処理を行った group III の約2倍の日数を羽化に到るまでに要したことになる。

第3節 考察 — 蛹期における2度目の休眠とその性質 —

以上のよう結果から、本種の羽化が成虫分化途上の低温処理とそれに続く中温によって誘起されることは明らかである。これに対して、成虫分化開始後の高湿度や長日は羽化を引き起こす要因と取り得ないことが確かめられた。低温処理を行う温度は 10°C であっても、¹⁰ かなりよいが、処理期間が短い場合には羽化の時期が遅れた。成虫分化開始後に低温処理を受けたい個体（蛹化後ずっと 20°C の短日下におかれた個体）では、羽化はそれにしか起こらないが、¹⁵ 低温処理が行われた場合、処理後かなり早まった羽化が見られる。

これらのことから、成虫分化開始後の低温は、本種の発育プログラムを切り換える重要な環境要因といつてよいだろう。この発育プログラムを切り換えるは、もちろん、休眠の消去と言え換えてかなりよい。一般に、多くの

昆虫の冬休眠は、やはりとも実験条件下にあるいは、一定期間の低温処理で消えられ、低温処理後の成虫は適温下で速かに发育することが知られている (Tauber & Tauber, 1976; Beck, 1980 等)。本種の蛹も、成虫分化開始後再び休眠に入ったり、それが低温によって消えられと考えてよいだろう。おそらく、本種は、夏休眠と冬休眠という2種類の休眠を同じ世代の蛹期に行うことになる。

「オ2休眠」の stage : 蛹化直後の休眠 (= 夏休眠) を消えるのに好適な 20°C 12 L 12 D というような条件下では、成虫分化は次のように進行する (オ2章参照)。蛹化後、20 ~ 30 日間は Grade 0 にとどまるといえるが、次第に脂肪体が膨れ始める (= Grade A)。そして、蛹化後、約40日目までには乳白色の翅をもった成虫の体ができあがり (= Grade C)、約2ヶ月後には後翅に青や赤の斑紋が現れ (= Grade D)、約4ヶ月後には本種の成虫の特徴であ

るダンダウ紋が明瞭にたつてくる(=Grade D₂)。

オ₂節の京都12体群を用いた実験において、羽化が起ったのは、蛹化後20℃12L12D下に、それぞれ、30, 60, 90日間あかれてから⁵低温処理を受けたgroup においてであった。これに対して、低温処理までは、20日間あるいは、120日間20℃12L12D下にあかれT₂ group では羽化は起らなかった。

これらのことを総合すると、低温処理は、¹⁰Grade AからGrade D₁のstageで行われT₂の場合にのみ、羽化を引き起こすのに有効であることがわかる。すなわち、本種の蛹期にあたるオ₂休眠(=冬休眠)は、Grade AからGrade D₁のstageで行われるということかである¹⁵。また、これは、本種の蛹期にあたるオ₂休眠が、形態形成の完全な停止によってではなくその進行速度の低下によって特徴づけられることを示している。

オ₂休眠の消去と日長条件：数種のヤママ

コガにおいては、蛹冬休眠が低温によっても、
長日によっても消去されることが知られてい
る (Tanaka, 1950; Williams & Adkisson, 1964;
Mansingh & Smallman, 1966; Miyata, 1974)。

しかし、本種においては、低温処理のみが休
眠消去に有効なようで、低温処理せずに、成
虫分化開始後の蛹を長日下に移しても羽化は
起こらなかった。したがって、興味深いこと
に、本種の蛹期における第1休眠 (= 夏休眠)
の消去には日長が重要な働きをするが、第2
休眠 (= 冬休眠) の消去には日長は関係しない
ということになる。

休眠後期発育と日長条件：数種の昆虫にお

いて、冬休眠消去後の短日が休眠後期発育 (
post diapause development) を抑制したり、また、
再び休眠を誘起したりすることが知られてい
る (Tauber & Tauber, 1976; Numata & Hidaka,
1982 など)。しかし、本種においては、他の
多くの昆虫類と同様、休眠消去後の日長は、

休眠後期発育に影響を与えないように思われた。可なり、実験では、低温処理後蛹を20℃の16~8時間のどんな日長下にあいても、羽化は誘起された。したがって、本種にあいても、温度条件を整えば、休眠後期発育は速かに進行し、羽化が起こることが示された。

② 休眠による羽化時期の調節：本種の成虫分化は初秋に始まるが、その後の形態形成は極めてゆっくりと進行する。京都地方にあてば、成虫分化の開始は9月頃であると推定されるが、その後、12月までの約3ヶ月間で、ようやく Grade C から Grade D あたりには到達する（②章⑤節参照）。前述のように、20℃の温度下における形態形成の進み方もこれと大差なく、このゆっくりとした形態形成こそ②休眠の特徴なのである。

②休眠は冬の低温によって消去される。だが、春が訪れ気温が上昇するとともに形態形成は速かに進行しはじめ、それが成虫可

るとすぐに羽化が起る。

このように、本種の蛹期におけるメの体眠は、すでに初秋に開始された成虫分化と冬の前に完了せしめようとする役割を担うとともに、春の羽化を確実なものとしている。

第5章 総合討論

2種類の休眠による蛹期の調節

1化性昆虫は、一般に1つか2つの決まった休眠 stage をもっている。タニレフスキー (1966) は、休眠が単に不適当な季節を生ずるためだけのものではなく、生活環の調整的な役割をもつことを強調している。特に1化性昆虫の休眠においては、多化性昆虫のそれと比べて、生活環の調整的な意味合いが強いように思われる。

昆虫類の生活環は、基本的にはつねに、活動相と休眠相の交代で成り立っている (タニレフスキー, 1966)。休眠相から活動相に転じるには(すなわち、休眠が消滅されるには)特定の環境条件が満たされなければならない。逆に言えば、昆虫類は休眠消滅条件を認めることによって、活動を始めた季節まで休眠状態を継続することができる。昆虫類はこのようにやり方で、生活環を季節の流れに同調さ

せるのに成功している。

多くの場合、1化性昆虫の活動相は短く、それと比べて休眠相は長い。Tauber & Tauber (1977) は、1化性の生活環にかかる淘汰圧として、食物、他種との競争、天敵、好適な条件との同調、生殖的隔離などの要因をあげた。ギフチョウの場合は、このうち、食物の季節的偏在が活動相を短縮すると同時に、1化性の生活環を導いたと考えられる。いずれにしても、本種は10ヶ月にも及ぶ休眠相に蛹期をあてた。したがって、蛹期間の調節は、本種にとって、その生活環を維持するうえで最も重要な問題であるにちがいない。本種を例にとり、1化性の生活環がどのように維持されているかをみてみたい。

日浦 (1978) は、ギフチョウ属を「スプリング・エフェラル (= spring ephemeral)」と性格づけた。スプリング・エフェラルとはもともと、温帯林の林床に生え、早春季にだけ地上に姿を現す草本につけられたニックネ

一いである(河野, 1969)。これらの植物は、
 雪融けて間もない頃に芽ぶき、林床をおおう
 落葉樹の樹冠が葉を展開する頃には花を咲か
 せて、その活動期を終えている。ギフキョウ
 の食草であるカンアオイ類は、春にのみ新葉
 を展開するけれど、地上部は一年中存在する
 ので厳密な意味でのスプリング・エフェメラ
 ルではなから、ギフキョウは暖帯落葉樹林の
 蝶であり、成虫は、その林床のスプリング・
 エフェメラルに蜜源を依存している。このよ
 うな理由から、日浦はギフキョウ属を「スプ
 リング・エフェメラル」的な生活環をとらで
 るを得たかと考えたのである。

今、日浦の考えを受け入れ、ここでは本種
 が「スプリング・エフェメラル」の性格をも
 つ種と規定してみよう。そうすると、本種では
 成虫、卵、幼虫の3 stages が活動相に、蛹期
 は休眠相に対応することになる。しかし、蛹
 期は、もちろん単なる休眠相というわけでは
 なく、春毎の活動相を確実につたぐ重要な役

割を担っている。このstageでの死亡率は小さく抑えなければならぬし、また、このstageが短かすぎると成虫が秋に羽化したリ、長すぎると林床がうる暗くなる頃に成虫が羽化したリするニとかあつてはならぬ。

本研究で明らかにしたように、本種は蛹期に2種類の休眠をすることによって、このstageの長さを調整している。

蛹化直後、本種の蛹は休眠状態にあるが、この最初の休眠は夏休眠(=summer diapause)の性質をもつていて、中温短日下で消去される。したがって、蛹化時期に関わらず、秋が訪れ自然条件下でこの条件が満たされるようになると、本種は休眠状態を続ける(第2章参照)。

秋に成虫分化が始まると、本種はすぐに2度目の休眠(=冬休眠, winter diapause)に入る。この休眠により、成虫分化の速度は非常に小さくレベルに抑えられ、冬が来る前に成虫の体が完成し、羽化が起えることが防がれ

る。また、冬の低温は、成虫分化速度を更に低下させるので、冬期における成虫の羽化も起こり得ない。この蛹期における2度目の休眠は、低温によって消去される。したがって、⁵結局、本種の成虫の羽化は春にもち込まれる（第4章参照）。

このように、本種は夏休眠、冬休眠という2種類の蛹休眠をするが、これらの消去条件は異なり、前者が中温短日、後者が低温である。¹⁰自然条件下では、中温短日は秋を、低温は冬を、それぞれ意味する環境要因である。

したがって、本種では蛹が「秋」「冬」をこの順に経験しないと成虫の羽化は起こらない。

¹⁵セフロピオアサシ Hyalophora cecropia の蛹は冬休眠のみをするので、蛹化後、休眠状態は翌春まで継続する。春までの“時間調整”なら、「セフロピオアサシ型」でもよいはずである。

しかし、なぜか本種は、秋に一度成虫分化を始める季節戦略をとった。これは、おそらく、本種が「スプリング・エフェクチュアル」だから

である。すなわち、「ギフケョウ型」戦略の特徴は、成虫分化の全過程を秋と春に分散で
 せることにある。したがって、この戦略は、
 「セフロピアサン型」と比べて、春の“負担”を
 軽くでせることになる。「ギフケョウ型」は、
 早春に一刻も早く成虫を羽化させなければなら
 ない「スプリング・エフェラル」の生活
 にマッチしている。

10 1化性の生活環と光周性

1化性昆虫は、環境要因の適不適に関わり
 なく、いつも決まったstageで休眠するこ
 ろから、1化性昆虫の休眠は「内因性(=obligatory)」
 であるといわれてきた(ダニエルスキー, 1966;
 15 Saunders, 1982; Beck, 1980 など)。しかし、
 実験室にもち込まれた1化性昆虫の多くは、
 その休眠の誘起や消去に顕著な光周性を示し
 (Tauben & Tauber, 1976; 1977; Beck, 1980
 など)、
 「1化性昆虫の休眠=内因性休眠」
 の図式は崩壊しつつある。

本種においても、蛹期における最初の休眠 (= 夏休眠) の消去には光周性が関与している。しかし、本種の場合は、それほど大きく、幼虫期の日長により、蛹の生理的性質を変えるという興味深い現象がみられる。具体的には、幼虫期前半の日長が短いと蛹休眠消去の臨界日長も短くなるという現象であるが、このことによって、早く蛹化しすぎた個体が盛夏前に成虫分化を開始するのを防いでいる（¹⁰ 下の章参照）。言い換えるれば、本種では、幼虫が光周性によって蛹になった時の生理的性質をコントロールしていることとなる。

このような幼虫の光周性は、やはりノコウスバ *Pryeria sinica* というマダラウカ¹⁵ においてもみられる（石井, 1982）。このマダラウカは、京都地方では5月下旬から6月上旬に蛹化するが、蛹はそのまま夏休眠して、10月下旬まで成虫は羽化してこない。ノコウスバの蛹は、典型的に *graded response* を示し、休眠は日長が長いほど長く、日長が短いほど

短い。ところが、おもしろいことに、この2
 グラフが幼虫も日長に対して graded response
 を示し、幼虫を短い日長下で飼育するほど、
 蛹休眠は長くなる。したがって、ミノウスバ⁵
 の場合、幼虫期の日長が長く、蛹期の日長が
 短い時は、蛹休眠が最短になる。

ミノウスバの、このような生理的性質は明
 らかに、蛹化時期の不一致による羽化時期
 の不斉一化を防ぐのに役立っている。すなわ
 ち、ミノウスバでは、早く蛹化しすぎた個体¹⁰
 (幼虫期の日長は短い)の休眠は深く、逆に、
 蛹化の遅れた個体(幼虫期の日長は長い)の
 休眠は浅くなるので、結果的にすべての個体
 で同じ頃羽化が起こるようになっていいる。幼
 虫期の日長によって蛹の生理的性質を変え、
 結果として個体群内の発育を斉一化すること
 うこのやり方は、ギフチョウのそれと非常に
 よく似ている。¹⁵

おそらく、1化性昆虫がその長い休眠相の
 期間を調節するためには、休眠stage のみに

環境因子に対する反応性があったとしても十分であるかも知れない。ギフキョウヤミノウスバのように、休眠に入いる前にも環境情報を読み取り、あらかじめ、休眠に入いる時期が1年のうちのいつ頃なのかを“知って”限界日長や休眠の深さを変える戦略がより合理的であると思われる。Tauber & Tauber (1975) のように、「内因性休眠 (= obligatory diapause)」とは、まだ休眠をコントロールする環境要因の決定がなされていらない1化性昆虫の休眠の総称なのである。詳細な研究を行えば、大部分の1化性昆虫において、ギフキョウヤミノウスバのような光周性による生活環の調節の現象が発見されるにちがいない。

Beck, S.D., 1980. Insect photoperiodism. 2nd ed. 387 pp.
Academic Press, New York.

Butterfield, J., 1976. Effect of photoperiod on a winter and
a summer diapause in two species of crane fly. J. Insect
Physiol., 22:1443-1446.

クニレフスキー, ア.エス 1966. 昆虫の光周性. 日高敏隆,
正木進三訳. 東京大学出版会 293 pp

藤沢正平他 1964. 長野県の昆虫 キンキョウヒメキンキョウ
信濃教育会出版部 112 pp

福田晴夫他 1982. 原色日本虫蝶類生態図鑑 (I)
保育社 277 pp.

日高敏隆 1973. キンキョウ - 23度の秘密 -
アニマ 2: 60-63.

Hidaka, T., Ishizuka, Y. & Sakagami, Y., 1971. Control of
pupal diapause and adult differentiation in a univoltine
papilionid butterfly, Luehdorfia japonica. J. Insect
Physiol., 17:197-203.

日浦 勇 1978. 虫蝶の生態道 蒼樹書房 230 pp.

本田 計一 1982. キンキョウ属の成虫分化 - 羽化に低温処理
は必要か? 虫蝶と虫蛾 32: 205-206.

Ichikawa, M., Nishiitsutsuji, J. & Yashika, K., 1955. Studies
of the insect metamorphosis-V. Implantation of larval brains
into the pupae of Luehdorfia japonica. Mem. Coll. Sci.,
Univ. Kyoto, (B) 22:10-15.

Ichikawa, M., Nishiitsutsuji, J. & Yashika, K., 1956. Ditto-VI.

Effect of low temperature on the morphogenesis of Luehdorfia pupae. Ibid , (B) 23:19-34.

石井 実 1982 1化性昆虫の光周性 I. ミノウスバの場合
日本昆虫学会 第24回大会 講演要旨 p.17

Ishii, M. & Hidaka, T., 1979. Influence of photoperiod on the adult differentiation in the pupae of the univoltine papilionid, Luehdorfia japonica. Appl. Ent. Zool., 14:360-361.

_____ & _____, 1982. Characteristics of pupal diapause in the univoltine papilionid, Luehdorfia japonica. Kontyû, Tokyo, 50:610-620.

_____ & _____, The second 'pupal' diapause in the Univoltine papilionid, Luehdorfia japonica and its terminating factor. Appl. Ent. Zool.,

石井 実・常喜 豊 1977. ウスバツバメにおける前蛹休眠の消去, 蝶と蛾 28:170.

石塚 祺正 1982a Luehdorfia属の蛹休眠に関する研究(1)
Cメ7千の蛹休眠に関する温度の影響. 5855 5(4):5-10.

_____ 1982b. Ditto (2) メ7千の蛹休眠に関する温度の影響. 5855 5(5):22-26.

Kato, Y., Yamauchi, M., Katsu, Y. & Sakate, S., 1979. Studies on summer diapause in pupae of Antheraea yamamai. I. Shortening of the 'pupal' duration under certain environmental conditions. Appl. Ent. Zool., 14:389-396.

木村 利幸 1975. 春を待つメ7千 イシセウタリウ 12(4):4-7

河野昭一 1969. 種と進化 — 適応の生物学 —

三省堂新書 61 三省堂 190pp

Mansingh, A. & Smallman, B. N., 1966. Photoperiodic control

of an 'obligatory' pupal diapause. Can. Entomol., 98:613-616.

Masaki, S., 1961. Geographic variation of diapause in insects.

Bull. Fac. Agr. Hirosaki Univ. 7:66-98.

_____, 1980. Summer diapause. Ann. Rev. Ent., 25:1-25.

_____, 1958. The response of a 'short day' insect to
certain external factors: the induction of diapause in
Abraxas miranda. Jpn. J. appl. Ent. Zool., 2:285-294.

_____, 1959. Seasonal changes in the mode of diapause in
the pupae of Abraxas miranda. Bull. Fac. Agr. Hirosaki
Univ., 5:14-27.

_____ & Sakai, T., 1965. Summer diapause in the seasonal
life cycle of Mamestra brassicae. Jpn. J. appl. Ent. Zool.,
9:191-205.

Miyata, T., 1974. Studies on diapause in Actias moths I.

Photoperiodic induction and termination. Kontyû, Tokyo.,
42:51-63.

Numata, H. & Hidaka, T., 1982. Photoperiodic control of adult
diapause in the bean bug, Riptortus clavatus I. Reversible
induction and termination of diapause. Appl. Ent. Zool.,
17:530-538.

Saunders, D. S., 1982. Insect clocks. 2nd ed. Pergamon Press.
409pp.

Shakhbazov, V. G., 1961. The Reaction of the length of daylight
and the light receptor of the pupae of the chinese oak silk-

worm Antheraea pernyi. Dokl. Ak. Nauk. SSSR., 140(AIBS): 944-946.

Tanaka, Y., 1950. Studies on Hibernation with special reference to photoperiodicity and breeding of the chinese tussar-silkworm II. J. Seric. Japan, 19:429-446.

Tauber, M. J. & Tauber, C.A., 1973. Insect phenology: Criteria for analyzing dormancy and for frecasting postdiapause development and reproduction in the field. Search, Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Ithaca, N.Y. 3:1-16.

_____ & _____, 1975. Natural daylengths regulate insect seasonality by two mechanisms. Nature, Lond., 258:711-712.

_____ & _____, 1976. Insect seasonality: Diapause maintenance, termination and postdiapause development. Ann. Rev. Ent., 21:81-107.

_____ & _____, 1977. Adaptive mechanisms underlying univoltinism in insects. Proc. XII Int. Conference 1976, International Society for Chronobiology. 639-642.

Williams, C. M., 1946. Physiology of insect diapause I. The role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm Platysamia cecropia. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, 90:234-243.

_____ & Adkisson, P.L., 1964. Ditto-XIV. An endocrine Mechanism for the photoperiodic control of pupal diapause in the oak silkworm, Antheraea pernyi. Ibid., 127:511-525.

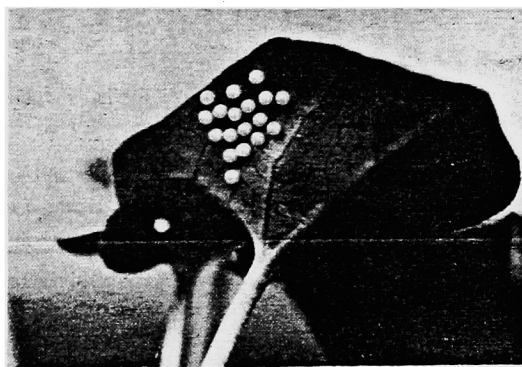
Williams, C. M., Adkisson, P. L. & Walcott, C., 1965. Ditto-XV.

The transmission of photoperiod signals to the brain of the
silkmoth, Antheraea pernyi. Ibid., 128:497-507.

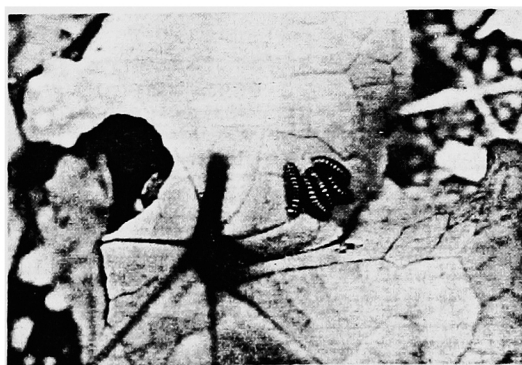
表 8 図



ギフチョウの成虫 Adult of *Luehdorfia japonica*



卵塊 Eggs of *L. japonica*



幼虫 Larvae of *L. japonica*



ミヤコアオイ *Heterotroba aspera*

表 1.

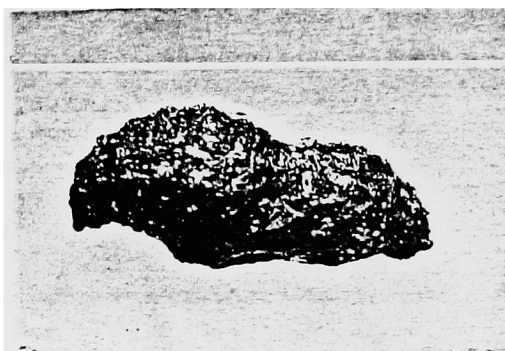
Table 1. Criteria for the grades of differentiation, based on ICHIKAWA *et al.* (1955).

Grade	Criteria
O :	No sign of differentiation.
A :	Fat bodies become somewhat dissociated.
B :	Adult organs such as eyes, legs and antennae are completely formed but not yet colored, except the eyes which have turned pale brown. Wings show no sign of differentiation.
C :	Antennae and legs are colored black and the body is provided with numerous scales and hairs. Wings are differentiated and milky white in color.
D {	D ₁ : Wings have turned slightly yellow, and the lightblue and/or red spots on the hind wings are appearing but the black pattern is still unclear.
	D ₂ : The black pattern on wings is clear but not complete.
E :	Formation of wing pattern is complete and the adult is ready to emerge.
F :	Adult emergence.

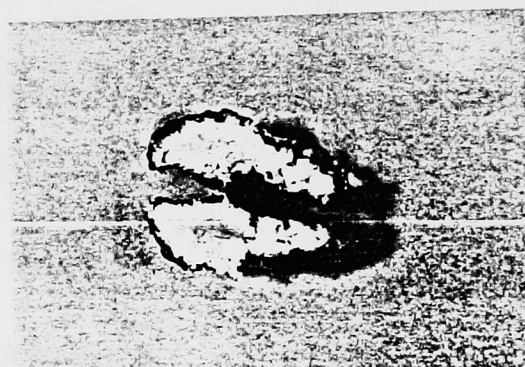
表 1 成虫分化の進行表

Criterion for evaluating the grade of adult differentiation

グレード	状 態
0	○脂肪体がつまっていた、成虫分化の徴候が認められない。
A	○脂肪体がやや融けはじめている。
B	○眼・肢・触角などは完成しているが、眼以外は無着色。翅は未完成。
C	○成虫の体はすべて完成しているが、翅は乳白色。
D ₁	○翅がやや黄味を帯びてきて、後翅上に赤色斑や水色斑が現われている。
D ₂	○翅に黒と黄のダンダラ紋が現れているが不完全。
E	○蛹殻の中に成虫の体が全て完成している。
F	○羽化がおこる。



蛹 (約18mm) Pupa of *L. japonica*.



蛹 (グレードO) Pupa (grade O)



蛹 (グレードC) Pupa (grade C)

表 2

表 2 20°C16時間日長下、12時間日長下におかれた蛹の成虫分化 () 内は蛹化後の日数
Grades of pupae kept under a 16-hour or a 12-hour photoperiod at 20°C. Figures in parentheses indicate the number of days after pupation.

条 件	解剖の行なわれた日 (月. 日)				
	7. 31	8. 16	9. 13	10. 11	11. 1
20°C	C (57)	C (75)	D ₁ (93)	D ₂ (130)	E (151)
12時間日長	C (57)	C (75)	D ₁ (93)	D ₂ (131)	E (151)
20°C	O (56)	O (75)	O (97)	A (129)	A (150)
16時間日長	O (56)	O (71)	O (95)	A (129)	A (150)

表3 各個体群の16L-蛹の光周反応
 蛹化60日後(150日後)の成虫分化の進行度を示す
 温度条件は20℃

Table 3. Adult differentiation in the 16L-pupae kept under various photoperiods at 20°C from pupation. Dissection was made 60 and 150 (in parentheses) days after pupation.

Conditions	Localities of materials			
	Tanzawa	Kanazawa	Yamagata	Toyota
16L8D	OO (A)	OO (AA)	OO	OOOOO
15L9D	-	-	AAAAB	OO
14L10D	CCC (D ₂ *D ₂ *)	CC (E)	D ₁ D ₁ D ₁ D ₁ D ₁	CCCC
13L11D	CC (D ₂ *D ₂ *)	CC (FF)	D ₁ D ₁ D ₁ D ₁	CCC
12L12D	C (D ₂ *E*)	CC (D ₂ *)	CCCD ₁ D ₁	CC
8L16D	-	-	CCD ₁ D ₁ D ₁	CC

* individuals found dead at the time of dissection.

*は解剖時にはすでに死んでいる個体

表 4. 12L-蛹, 8L-蛹の光周反応 (20°C)
 蛹化 60 日後 (150 日後) の成虫分化の進行度

Table 4. Adult differentiation in the 12L- or the 8L-pupae
 60 or 150 (in parentheses) days after pupation.

Conditions from pupation	12L-pupae			8L-pupae
	Tanzawa	Kanazawa	Yamagata	Yamagata
16L8D	OO	OO (AA)	OOOO	OOOO
15L9D	-	-	OOOO	OOOO
14L10D	OO (A*A)	OO (A)	OOOO	OOOO
13L11D	CC (FD ₂ *)	C (D ₂ *D ₂ *)	OAAD ₁	D ₁ D ₁ D ₁ D ₁
12L12D	CC (C*D ₂ *)	CC (D ₂ *)	OOD ₁ D ₁	OCCD ₁
8L16D	-	-	OOOO	OCCD ₁

* individuals found dead at the time of dissection.

表 5. 成虫分化を開始に必要な短日処理日数

Table 5. Period of short day exposure required for the onset of adult differentiation in the 16L-pupae of L. japonica of the Toyota population.

Duration of treatment		Grades
(1st) 20°C-12L12D	(2nd) 20°C-16L8D	
<u>Series A</u>		
10 days	60 days	000
20 days	60 days	CCD ₁
30 days	60 days	CD ₁ D ₁
<u>Series B</u>		
10 days	-	0000
20 days	-	00A
30 days	-	AAAA
40 days	-	CCC

表 6. 種々の温度、日長下における成虫分化の進行 (シリーズ“A”)
 蛹化 60 日後 (100 日後) の解剖結果を示す.

Table 6. Combined effects of temperature and photoperiod on the onset of adult differentiation in 16L-pupae of L. japonica of the Toyota population. The Grade of differentiation 60 or 100 (in parentheses) days after pupation is indicated.

Conditions	Grades
<u>Longday</u>	
23°C-16L8D	0000
14°C-16L8D	00
<u>Shortday</u>	
33°C-12L12D	(0000AB)*
30°C-12L12D	000
30°C-10L14D	(0ABBBB)*
25°C-12L12D	OC(D ₂ D ₂ E)*
23°C-12L12D	CCCC
14°C-12L12D	OC
10°C-10L14D	(000000)*
<u>Constant darkness</u>	
20°C-DD	(CCD ₁ D ₁ D ₁ D ₁)*
	(D ₁ D ₁ D ₁ D ₁)**

* Kyoto population

** Tanzawa population

表 7. 温度・日長変化が成虫分化の進行に及ぼす効果
(シリーズ" B)

Table . Effects of a change in temperature and/or photoperiod on the onset or the rate of adult differentiation in the 16L-pupae of L. japonica of Tanzawa, Kanazawa (*) or Toyota (†) population.

Exp. No.	1st conditions	2nd conditions	Grades
<u>a.</u>	20°C-12L12D (<u>60 days</u>)	20°C-16L8D (<u>75 days</u>)	D ₂ D ₂ E*E*E*
<u>b.</u>	20°C-12L12D (<u>60 days</u>)	5°C-DD (<u>75 days</u>)	D ₁ *D ₁ *D ₁ D ₁ D ₂
<u>c.</u>	23°C-16L8D (<u>60 days</u>)	16°C-16L8D (<u>75 days</u>)	BBCCC*C*
<u>d.</u>	20°C-16L8D (<u>60 days</u>)	14°C-16L8D (<u>60 days</u>)	A [†] A [†] B [†]
<u>e.</u>	20°C-16L8D (<u>60 days</u>)	4°C-10L14D (<u>60 days</u>)	O [†] O [†]

表8 温度・日長変化が成虫分化の進行に及ぼす影響
(シリーズC)

Table 8. Effects of a change in temperature and/or photo-period on the onset or the rate of adult differentiation in the 16L-pupae of L. japonica of Kyoto population.

group	1st conditions	2nd conditions	Grades
f.	20°C-16L8D (20 days)	4°C-10L14D (60 days)	000000
g.	20°C-16L8D (20 days)	10°C-10L14D (60 days)	0000
h.	10°C-10L14D (20 days)	20°C-16L8D (60 days)	00000
i.	20°C-12L12D (20 days)	4°C-10L14D (60 days)	AAAAAA
j.	20°C-12L12D (20 days)	10°C-10L14D (60 days)	CCCCC
k.	20°C-12L12D (20 days)	15°C-10L14D (60 days)	D ₁ D ₁ D ₁ D ₁ D ₁ D ₁
l.	20°C-12L12D (20 days)	30°C-16L8D (60 days)	D ₁ *D ₂ *D ₂ *D ₂ *
m.	30°C-16L8D (80 days)	-	0000AA

* individuals found dead at the dissection

表9 さらに外におかれた蛹の成虫分化

Adult differentiation in the pupae kept under the natural conditions.

Date of dissection	Grades
1st Oct.	AA
22nd Dec.	CD ₁ D ₂
4th Mar.	D ₁ D ₁ D ₁
23rd Mar.	D ₂ D ₂ E

表 10. 各地の月別平年気温 (°C) — 日中温

地名	3月	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月
山形	2.7	9.5	<u>15.3</u>	<u>19.3</u>	<u>23.2</u>	<u>24.2</u>	<u>19.4</u>	12.8
金沢	6.0	11.9	<u>16.8</u>	<u>20.7</u>	<u>25.0</u>	26.2	<u>22.0</u>	<u>16.1</u>
名古屋 (豊田)	7.5	13.5	<u>18.0</u>	<u>21.7</u>	25.6	26.8	<u>22.8</u>	<u>16.9</u>
東京 (丹沢)	8.4	13.9	<u>18.4</u>	<u>21.5</u>	25.2	26.7	<u>22.9</u>	<u>17.3</u>
京都	7.6	13.7	<u>18.4</u>	<u>22.1</u>	26.3	27.5	<u>23.2</u>	<u>17.0</u>

1983年度版 理科年表より

表 11. 北緯 35 度・40 度の地方の自然日長
(ギンギョウの産地は 大抵 35°N と 40°N の間に在る)

緯度	4/	8/	5/	5/	6/	6/	7/	7/	8/	8/	9/	9/
35°N	13:26	13:54	14:31	14:57	15:10	15:28	15:27	15:14	14:52	14:26	13:45	13:17
40°N	13:36	14:09	14:54	15:23	15:54	16:07	16:04	15:27	15:20	14:44	13:57	13:25

日の出から日の入りまでの時間には civil twilights を加算
(Beck, 1980 より)

表 12 蛹を種々の条件下において場合の成虫の羽化

1st cond.	2nd cond.	3rd cond.	A/N ^{a)}	data ^{b)}
Series A				
20°C-16L8D	-	-	0/4	
-15L9D	-	-	0/4	
-14L10D	-	-	0/4	
-13L11D	-	-	0/4	
-12L12D	-	-	1/4	♂;123
-8L16D	-	-	0/4	
Series B				
20°C-14L10D (60 days)	20°C-14L10D (wet)	-	2/4	♂;149 ♂;153
_____ (120 days)	_____ (wet)	-	0/4	
20°C-13L11D (60 days)	20°C-13L11D (wet)	-	0/4	
_____ (120 days)	_____ (wet)	-	0/4	
20°C-12L12D (60 days)	20°C-12L12D (wet)	-	0/4	
_____ (120 days)	_____ (wet)	-	0/4	
20°C-8L16D (60 days)	20°C-8L16D (wet)	-	0/4	
_____ (120 days)	_____ (wet)	-	0/4	
Series C				
20°C-12L12D (60 days)	20°C-16L8D	-	0/4	
_____ (120 days)	_____	-	0/4	
_____ (60 days)	20°C-14L10D	-	0/4	
_____ (120 days)	_____	-	0/4	
_____ (60 days)	20°C-13L11D	-	0/4	
_____ (120 days)	_____	-	0/4	
Series D				
20°C-12L12D (60 days)	5°C-DD (90 days)	20°C-16L8D	3/4	♂;19 2♂♂;23
_____ (120 days)	_____ (90 days)	_____	0/4	
_____ (60 days)	_____ (90 days)	20°C-14L10D	2/4	♂;17 ♂;20
_____ (120 days)	_____ (90 days)	_____	0/4	
20°C-12L12D (60 days)	5°C-DD (90 days)	20°C-13L11D	1/4	♂;17
_____ (120 days)	_____ (90 days)	_____	0/4	
_____ (60 days)	_____ (90 days)	20°C-12L12D	2/4	♂;20 ♂;36
_____ (120 days)	_____ (90 days)	_____	0/4	

a) Number of adults obtained/number of pupae

b) figures indicate day of emergence after the last transfer

図1 ギフチョウの分布と実験に用いた個体群

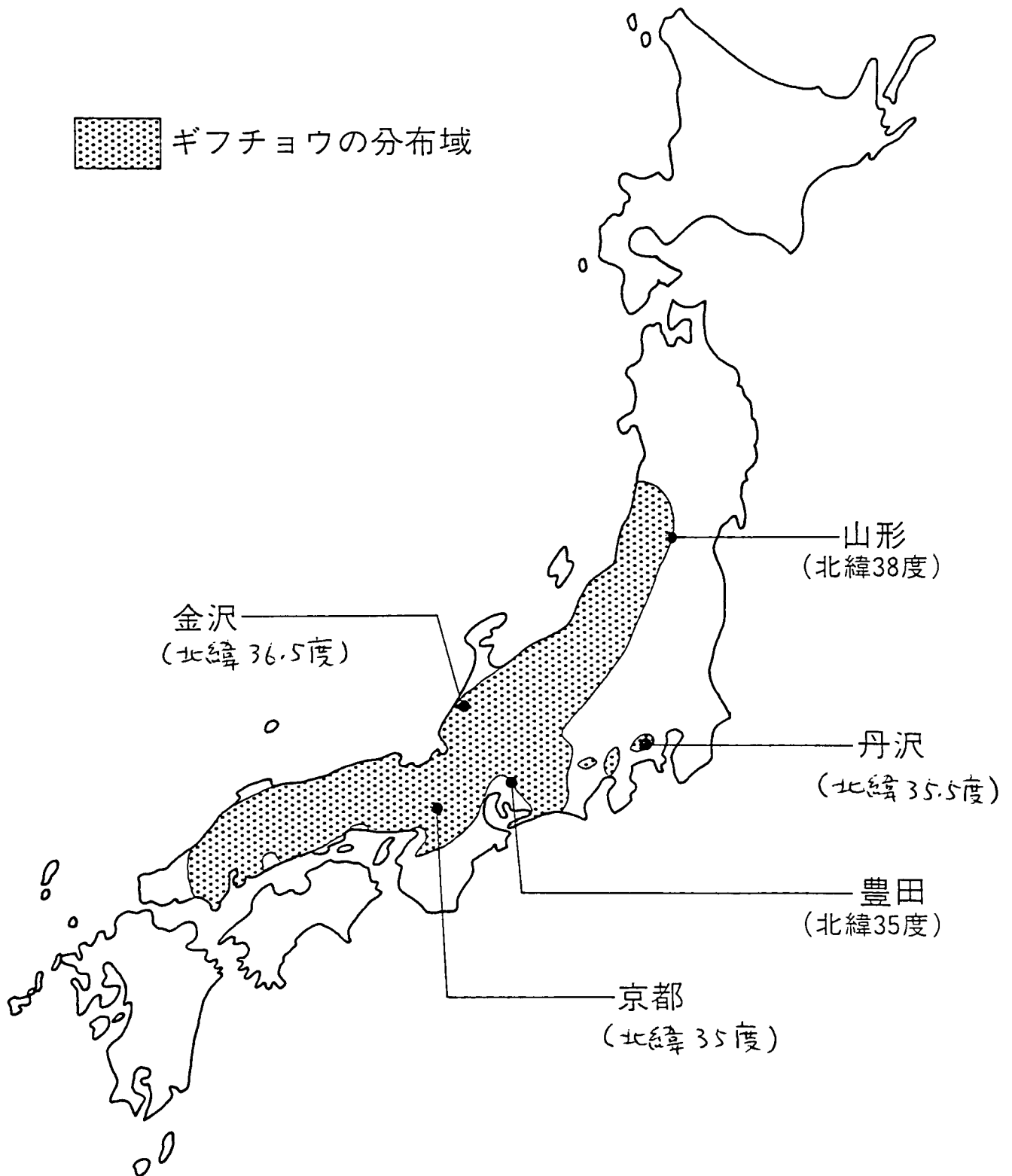


図2 長野県下における成虫・卵の記録
(藤沢ら, 1964.5.1)

ギフチ・ウ属の出現期 (北信地方)

4 月			5 月			6 月			ギ フ チ ・ ウ			
上旬	中旬	下旬	上旬	中旬	下旬	上旬	中旬	下旬	年 月 日	場 所	標高(m)	記録者
	●								1958.4.26	下水内郡栄村森	300	上原 幸夫
	●								1963.4.28	飯山市桂池	700~750	小野沢竜之
	●								1963.4.28	" 黒岩山	800	小川 清美
	●								1963.4.28	"	900	小野沢竜之
	●								1950.4.29	"	800	藤沢 正平
	●								1950.4.30	"	800	"
		●							1951.5.3	斑尾山荒瀬原谷	1000	北村 文治
		●							1953.5.3	下水内郡豊田村月夜岳	900	神田 稲見
		●							1962.5.3	飯山市屋敷	500	小野沢竜之
		●							1960.5.5	" 牛が首	600	"
		●							1962.5.6	" 黒岩山	900	"
		●							1950.5.8	下高井郡木島平村馬曲北入	1100	土屋 郁夫
		●							1950.5.8	斑尾山古間側	—	荻野 誠作
		●							1952.5.9	飯山市黒岩山	800	藤沢 正平
		●							1958.5.10	下高井郡野沢温泉村朝上	300	上原 幸夫
		●							1960.5.10	飯山市黒岩山	860~880	小川 清美
		●							1963.5.10	"	700~740	"
			●						1950.5.13	斑尾山東北山麓	—	荻野 誠作
			●						1951.5.13	斑尾山~明神岳	1100	北村 文治
			●						1961.5.14	飯山市黒岩山中腹	900	小野沢竜之
			●						1953.5.17	下水内郡貝立山山頂	900	藤沢 正平
			●						1963.5.18	飯山市黒岩山	900	小川 清美
			●						1963.5.19	"	820	"
				●					1952.5.24	" 伏野峠下	750	藤沢 正平
				●					1951.5.26	" 岡山田母木平上	650	"
				●					1951.5.26	" 関田峠下方	900	"
				●					1951.5.30	" 太田区高畑	750	"
				●					1951.5.30	" 仏が峰中腹	800	"
				●					1951.5.30	" 太田区和平	750	"
					●				1962.6.2	" 温井	500~700	小野沢竜之
					●				1951.6.3	下水内郡貝立山西	900	藤沢 正平
					●				1951.6.3	" 貝立山山頂	937	"
						●			1951.6.3	下水内郡栄村野々海	1100	藤沢 正平
						●			1951.6.3	斑尾山山頂	1382	北村 文治
							●		1958.6.11	苗場山中腹	1100	保倉善四郎 他
							●		1953.6.17	飯山市梨平峠下	1000	藤沢 正平

ギフチ・ウ属の卵の記録 (北信地方)

4 月			5 月			6 月			ギ フ チ ・ ウ			
上旬	中旬	下旬	上旬	中旬	下旬	上旬	中旬	下旬	年 月 日	場 所	標高(m)	記録者
			●						1951.5.6	飯山市黒岩山	800	藤沢 正平
			●						1950.5.8	斑尾山古間側	—	荻野 誠作
			●						1952.5.9	飯山市黒岩山	800	藤沢 正平
				●					1950.5.13	斑尾山東北山麓	—	荻野 誠作
				●					1952.5.18	下高井郡木島平村樽滝	500	藤沢 正平
				●					1951.5.19	飯山市小菅山	1000	"
					●				1951.5.30	飯山市湧井上方	730	"
						●			1954.6.2	飯山市黒岩山	800	"
							●		1953.6.17	飯山市梨平峠下	750	"

図3 戸外における成虫分化の進行

7°ロット単位は1個体を示す

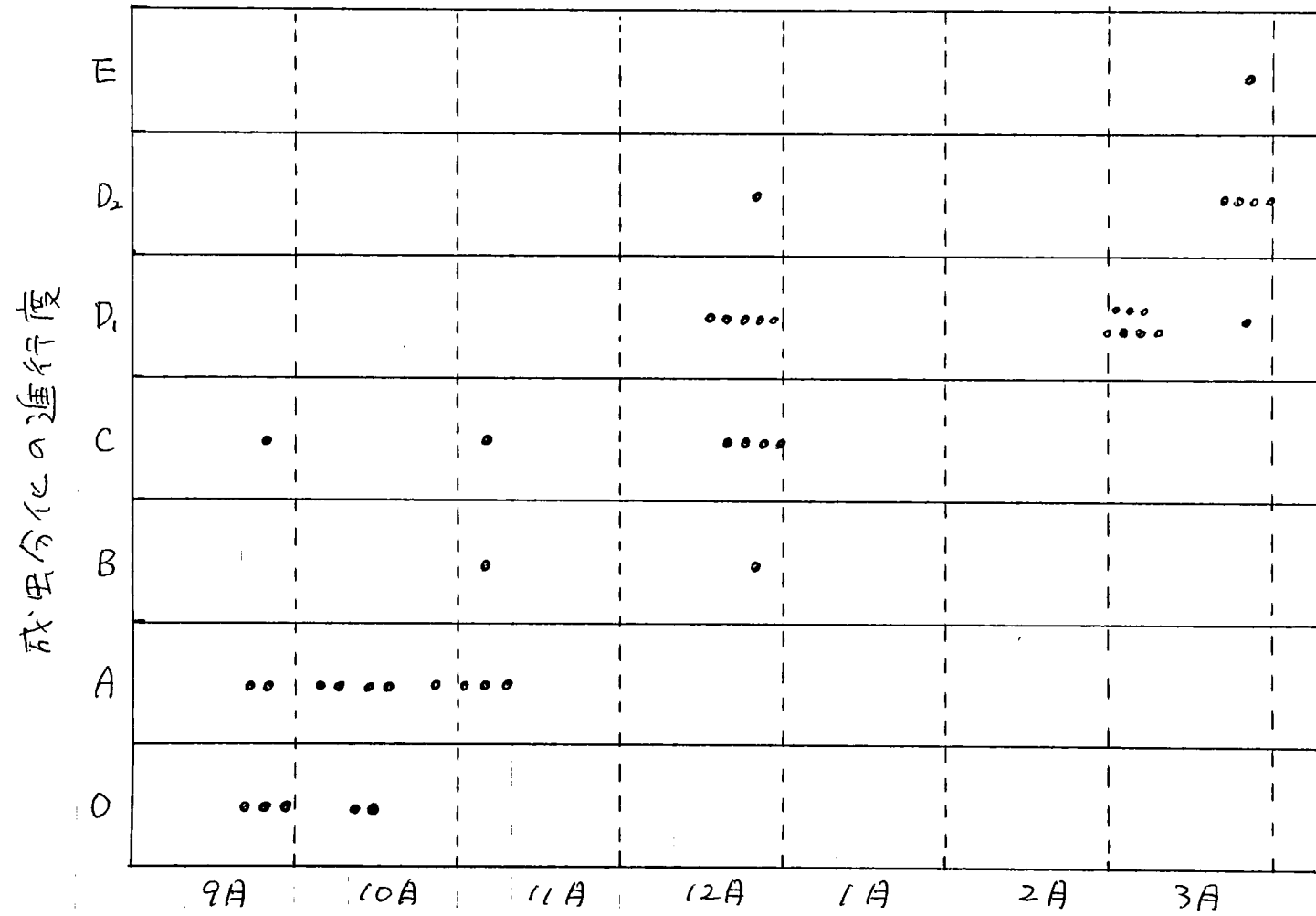


図4 京都101体群羊の虫蛹の光周反応

プロット 1つは 101体を表わしている。

ムカ虫 蛹期の条件
Larval Condition
(at 20°C)

○ Room
□ 16L8D
● 12L12D
■ 8L16D

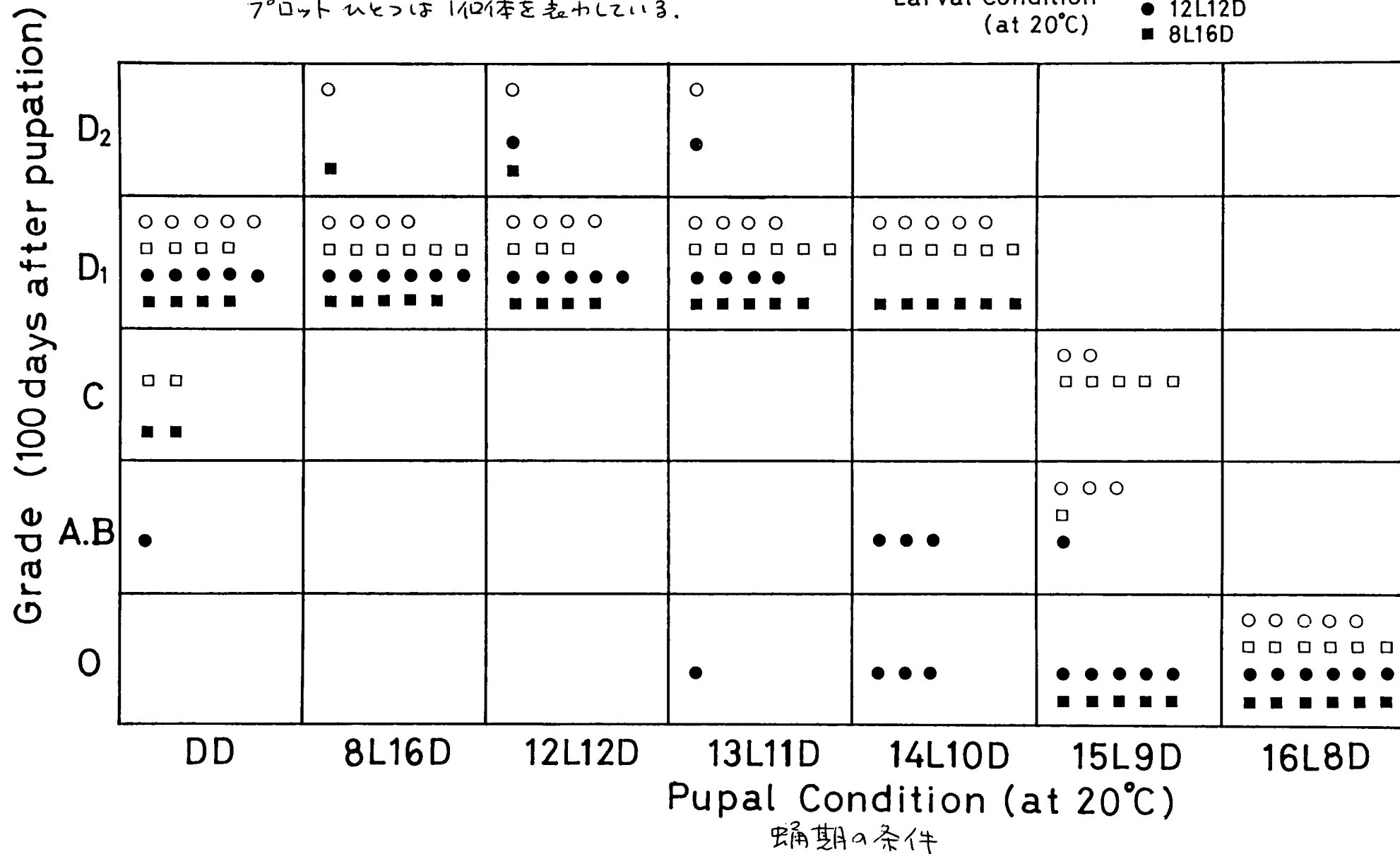


図5 蛹の「光周反応」の決定期 — 虫蛹は虫蛹化当日から 20℃ 14L10D 下におかれた。
(虫蛹化100日後の解剖結果を示す)

Group	1~3令			4令			終令(5令)		
	I~III	IV	V	O	A.B	C	D ₁ .D ₂		
I							● ● ● ● ● ●		
II					● ● ● ●				
III				● ● ● ●	● ●				
IV				● ● ●	● ● ●				
V							● ● ● ● ● ●		
VI						●	● ● ● ● ● ●		

16L8D

12L12D

● 1 indiv.

図 6 京都付近における日長、平均気温の年変化とギフチョウの生活環

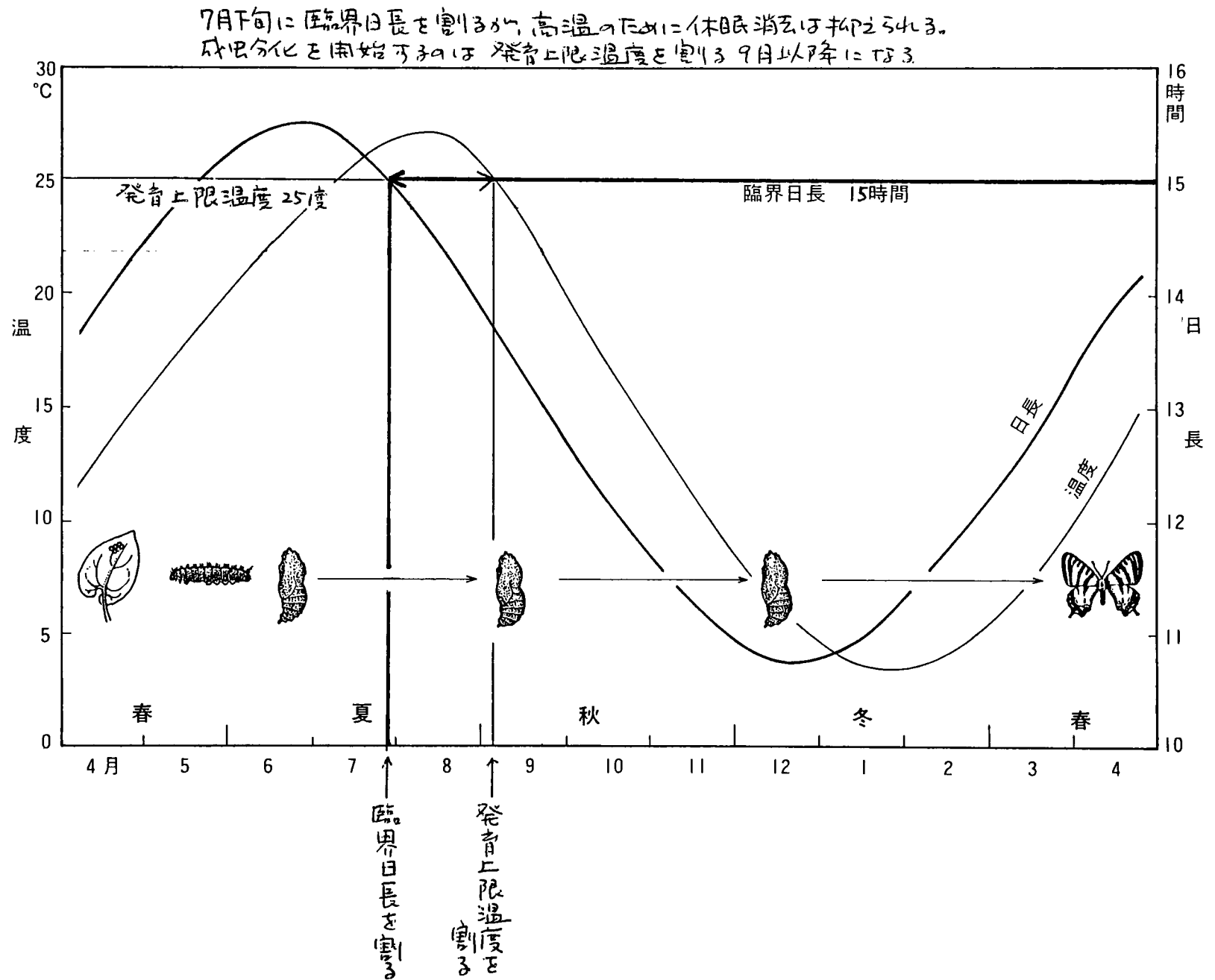




図7. 蛹の低温処理が成虫の羽化過程に及ぼす影響

